Pr 260 c 1
(2e ex.)

ISBN 2-85653-021-4

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série A, Zoologie

TOME 103

Joseph JOURDANE

ECOLOGIE DU DÉVELOPPEMENT ET DE LA TRANSMISSION DES PLATHELMINTHES PARASITES DE *SORICIDAE* PYRÉNÉENS

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (Ve)

1977

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série A, Zoologie, Tome 103

ÉCOLOGIE DU DÉVELOPPEMENT ET DE LA TRANSMISSION DES PLATHELMINTHES PARASITES DE SORICIDAE PYRÉNÉENS

par

Joseph JOURDANE

SOMMAIRE

AVANT-PROPOS 4

INTRODUCTION 6

PREMIÈRE PARTIE : STATIONS PROSPECTÉES. MÉTHODOLOGIE 7

CHAPITRE PREMIER : Stations prospectées. 7
CHAPITRE DEUXIÈME : Méthodologie 12
I. — Techniques microscopiques. 12
II. — Techniques d'analyse et d'enregistrement 12
A. — Analyses chimiques 12
B. — Analyses physiques 13
III. — Techniques expérimentales 14
A. — Élevage des Musaraignes 14
B. — Conservation des Invertébrés vivants 15
C. — Recherche des formes larvaires 16
IV. — Technique de capture et de prélèvement dans la nature 16
A. — Capture des Vertébrés 16
B. — Prélèvement d'Invertébrés 16

DEUXIÈME PARTIE : BIOLOGIE DES CYCLOPHYLLIDES ET ÉCOLOGIE DE LEURS CYCLES. 17

CHAPITRE PREMIER : Biologie des Cyclophyllidea 17
I. — Généralités. 17
II. — Schéma du cycle 19
III. — Étude expérimentale du développement larvaire des deux espèces 19
A. — Développement larvaire de *Choanotaenia crassicolex* 20
B. — Développement larvaire de *Choanotaenia estavarensis* 21
C. — Comparaison des modalités de l'évolution larvaire des deux espèces. 23
IV. — Infestation de l'hôte définitif 25
V. — Influence de la température sur le développement larvaire 25
A. — Intervalle de température permettant le développement 26
B. — Phénomène de quiescence 28
VI. — Compétition chez le vecteur 30

Source : MNHN, Paris

Chapitre deuxième : Écologie des cycles 31
I. — Nature des hôtes habituels 32
II. — Écologie des hôtes habituels 33
A. — Hôte définitif 33
B. — Hôte intermédiaire 34
III. — Dynamique de la population parasitaire au cours du cycle annuel 40
A. — *Choanotaenia crassiscolex* 40
B. — *Choanotaenia estavarensis* 47
IV. — Comparaison de l'intensité de l'infestation des hôtes par les deux espèces de *Choanotaenia* 48
A. — Importance du parasitisme chez l'hôte vecteur 48
B. — Importance du parasitisme chez l'hôte définitif 48
C. — Interprétation 48
V. — Conclusion sur l'écologie des cycles de Cyclophyllides 49

TROISIÈME PARTIE : BIOLOGIE DES DIGÈNES 50

Chapitre premier : *Pseudocephalotrema pyrenaica* Combes et Jourdane, 1969 51
I. — Généralités 51
II. — Recherches expérimentales 51
A. — Schéma du cycle 51
B. — Stades larvaires 51
C. — Détermination du spectre des deuxièmes hôtes 55
D. — Influence de l'âge du deuxième hôte sur l'intensité de l'infestation 57
E. — Influence de la température sur la durée du développement de la métacercaire 57
F. — Infestation de l'hôte définitif 59
III. — Modalités du cycle dans la nature 59

Chapitre deuxième : *Skrjabinophyetus neomydis* Dimitrova et Genov, 1967 60
I. — Généralités 60
II. — Recherches expérimentales 60
A. — Schéma du cycle 60
B. — Stades larvaires 60
C. — Détermination du spectre des deuxièmes hôtes 66
D. — Influence de la température sur la durée du développement de la métacercaire 67
E. — Infestation de l'hôte définitif 68
III. — Modalités du cycle dans la nature 68

Chapitre troisième : *Skrjabinophyetus soricis* Jourdane, 1973 69
I. — Généralités 69
II. — Recherches expérimentales 69
A. — Schéma du cycle 69
B. — Stades larvaires 69
C. — Détermination du spectre des deuxièmes hôtes 74
D. — Infestation de l'hôte définitif 74
III. — Modalités du cycle dans la nature 74

Chapitre quatrième : *Nephrotrema truncatum* (Leuckart, 1842) 76
I. — Généralités 76
II. — Recherches expérimentales 76
A. — Schéma du cycle 76
B. — Stades larvaires 76
C. — Détermination du spectre des Mollusques — hôtes 83

Source : MNHN, Paris

D. — Influence de la température sur l'évolution larvaire chez le Mollusque. ... 84
E. — Détermination du spectre des deuxièmes hôtes ... 84
F. — Infestation de l'hôte définitif ... 86
III. — Modalités du cycle dans la nature ... 89

CHAPITRE CINQUIÈME : *Euryhelmis squamula* (Rudolphi, 1819) ... 90
I. — Généralités ... 90
II. — Recherches expérimentales ... 90
A. — Schéma du cycle ... 90
B. — Stades larvaires ... 91
C. — Détermination du spectre des deuxièmes hôtes ... 91
D. — Infestation de l'hôte définitif ... 96
III. — Modalités du cycle dans la nature ... 96

QUATRIÈME PARTIE : ÉCOLOGIE DES CYCLES DE DIGÈNES ... 97

CHAPITRE PREMIER : Infestation du Mollusque ... 98
I. — Biologie et écologie de *Bythinella reyniesii* ... 98
A. — Dynamique de la population de *Bythinella reyniesii* ... 98
B. — Caractéristiques des biotopes à *Bythinella reyniesii* ... 100
II. — Modalités de l'infestation du Mollusque ... 110
III. — Dynamique du parasitisme chez le Mollusque ... 110

CHAPITRE DEUXIÈME : Infestation du deuxième hôte intermédiaire ... 113
I. — Caractéristiques de la transmission dans les conditions expérimentales ... 113
A. — Cycle de *Pseudocephalotrema pyrenaica* ... 113
B. — Cycle de *Skrjabinophyetus neomydis* ... 115
C. — Cycle de *Nephrotrema truncatum* ... 117
II. — Écologie de la transmission dans la nature ... 117
A. — Modalités de la transmission du parasite au deuxième hôte dans les biotopes à *Bythinella* ... 118
B. — Modalités de la transmission du parasite au deuxième hôte hors du biotope à *Bythinella* ... 130

CHAPITRE TROISIÈME : Infestation de l'hôte définitif ... 141
I. — Caractéristiques épidémiologiques des stations ... 141
II. — Synthèse épidémiologique ... 143
A. — Considérations générales ... 143
B. — Caractères quantitatifs de la transmission deuxième hôte — hôte définitif dans les diverses stations ... 145

CINQUIÈME PARTIE : COMPARAISON ET ORIGINALITÉ DE LA DYNAMIQUE DES FOYERS A CYCLOPHYLLIDES ET A DIGÈNES ... 154
I. — Fonctionnement des foyers à *Choanotaenia* ... 154
II. — Fonctionnement des foyers à Distomes ... 155

CONCLUSIONS GÉNÉRALES ... 158
RÉSUMÉ ... 162
SUMMARY ... 165
BIBLIOGRAPHIE ... 168
PLANCHES ... 173

Source : MNHN, Paris

AVANT-PROPOS

Au terme de cette étape, c'est un agréable devoir pour nous de remercier tous ceux qui nous ont apporté aide et encouragements. Qu'ils soient tous assurés de notre profonde sympathie.

Notre gratitude s'adresse tout d'abord à Monsieur le Professeur Euzet à qui nous devons l'essentiel de notre formation parasitologique. La richesse de ses connaissances, son enthousiasme scientifique, l'amabilité avec laquelle il nous a toujours conseillé, ont été pour nous un soutien intellectuel et moral inestimable. Pour tout ce dont nous lui sommes redevable, nous lui exprimons ici notre plus vif attachement.

Notre reconnaissance va également à Monsieur le Professeur Combes qui nous a accueilli dans son laboratoire et nous a permis d'y travailler dans les meilleures conditions matérielles qui puissent être offertes à un chercheur. Il a toujours dirigé avec bienveillance nos recherches et a suscité en nous cet intérêt profond pour l'écologie parasitaire. Nous souhaitons qu'à travers ce mémoire, marqué de son empreinte, il voit le signe de l'admiration que nous lui portons.

Monsieur le Professeur Vago, Membre de l'Institut, a très aimablement accepté, malgré ses lourdes charges, de juger notre travail. Nous sommes très touché de l'honneur qu'il nous a fait en acceptant de faire partie du Jury.

L'occasion nous est donnée de remercier très vivement Monsieur le Professeur Chabaud qui a bien voulu nous parrainer au Centre National de la Recherche Scientifique. Nous sommes très sensible à la gentillesse avec laquelle il nous a toujours accueilli dans son laboratoire du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris et à l'intérêt marqué qu'il n'a cessé de porter à nos recherches.

Nous sommes très touché de la présence dans notre Jury de Monsieur le Professeur Aeschlimann, de l'Université de Neuchâtel. Nous lui sommes très reconnaissant d'avoir accepté de se déplacer et l'assurons de notre sincère gratitude.

C'est très spontanément que Monsieur le Professeur Ramade, de l'Université de Paris XI, a bien voulu accepter d'examiner notre mémoire. Qu'il veuille bien trouver ici l'expression de nos chaleureux remerciements.

Nous tenons à remercier bien vivement les nombreux spécialistes qui nous ont apporté leur concours tout au long de nos recherches : M^me^ Ch. Dufour, du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, qui a guidé nos études de chétotaxie sur les cercaires ; MM. A. Baudière et L. Serve, du Centre Universitaire de Perpignan, qui nous ont aidé dans la caractérisation phytosociologique des milieux ; MM. C. Berthelemy et H. Decamps, de l'Université de Toulouse, à qui nous avons fait appel pour la détermination des Plécoptères et des Trichoptères ; MM. H. Boeters, de l'Université de Munich et H. Crevalier, de l'Université de Paris, qui ont bien voulu déterminer nos récoltes de Mollusques.

Nous n'aurions garde d'oublier tous ceux qui, de près ou de loin, ont contribué à la réalisation de ce travail.

M. A. Theron nous a souvent accompagné et aidé sur le terrain avec l'esprit de participation et l'enthousiasme qui le caractérisent. Qu'il soit assuré de notre vive amitié.

M^me^ A. Fournier a accepté très aimablement de relire notre manuscrit. Nous l'en remercions bien amicalement.

M^lles^ M.-Th. Almeras et B. Gaillarde, M^me^ H. Balat et M. J. Gironell nous ont, à maintes reprises, apporté leur collaboration technique avec beaucoup de diligence.

Source : MNHN, Paris

Il nous est agréable de remercier très chaleureusement M^lle^ S. RAYMOND qui s'est toujours acquittée, avec la compétence que nous lui connaissons, des multiples responsabilités que nous lui avons confiées et qui a assuré avec un soin minutieux la part ingrate de la dactylographie du manuscrit.

Que nos amis du Laboratoire de Biologie Animale de Perpignan et de Parasitologie Comparée de Montpellier nous excusent de ne pouvoir les nommer. Nous les remercions tous pour les services qu'ils ont pu nous rendre.

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

Depuis les travaux de Dujardin (1845), l'helminthofaune très riche des Soricidés a fait l'objet en Europe d'un nombre considérable de travaux, essentiellement axés sur les problèmes touchant à la systématique. Dans le domaine de la biologie de ces parasites, les recherches menées jusqu'ici ne concernent que très peu d'espèces, pour lesquelles par ailleurs aucune tentative d'analyse comparée des modalités de leur transmission n'a été envisagée. De même, au plan écologique, les études visant à intégrer les Helminthes de Musaraignes, à chacun de leurs stades successifs de développement, dans le contexte biocénotique où ils évoluent, sont restées toujours timides et n'ont donné lieu a aucun travail synthétique.

C'est animé du désir de comprendre et de comparer le fonctionnement des parasitocenoses de Soricidés au sein d'une entité géographique donnée, que nous avons abordé l'étude des cycles et des modes de transmission des Plathelminthes de Musaraignes pyrénéennes. Nous avions initialement envisagé de poursuivre nos recherches sur l'ensemble des Plathelminthes parasite des deux genres de Musaraignes d'altitude (*Neomys* et *Sorex*). Il nous est apparu, au cours de la progression de nos travaux, que le thème de recherche que nous avions retenu était trop vaste pour être développé chez tous les parasites des deux *Soricinae*. En effet, la faune helminthologique des deux Musaraignes est extrêmement riche dans notre région, puisque nous avons répertorié au total chez les deux hôtes 13 Cestodes Cyclophyllides et 8 Trématodes Digènes. Nous avons dès lors limité notre travail aux Helminthes (2 Cyclophyllides et 5 Digènes) qui posaient les problèmes les plus intéressants sur le plan de l'écologie de leur transmission et notamment en ce qui concerne l'aspect quantitatif de ce phénomène.

Les résultats de ce travail sont présentés en 5 parties :

Dans la première partie, nous précisons le cadre géographique de notre étude, décrivons sommairement les stations dans lesquelles nous avons travaillé et analysons les différentes techniques de travail utilisées.

La deuxième partie traite des problèmes relatifs à la biologie et à l'écologie des Cyclophyllides. Après une étude en laboratoire du développement des parasites chez les hôtes, au cours de laquelle sont décrits les différents stades larvaires, nous avons tenté de préciser les modalités du déroulement des cycles dans la nature.

Dans la troisième partie, nous présentons les résultats de nos recherches expérimentales sur les cycles évolutifs des Digènes. Une description des espèces à chacun de leurs stades larvaires y est donnée.

La quatrième partie a pour objet l'analyse à la fois qualitative et quantitative des processus essentiels de la transmission des Digènes aux hôtes successifs du cycle.

Dans la cinquième partie enfin, nous avons essayé de mettre en relief les traits fondamentaux du fonctionnement des parasitoses des deux *Soricinae*, en les comparant avec les grands types de zoonoses connues.

Source : MNHN, Paris

PREMIÈRE PARTIE

STATIONS PROSPECTÉES
MÉTHODOLOGIE

Chapitre premier

STATIONS PROSPECTÉES

Nos recherches ont été effectuées dans la partie orientale de la chaîne pyrénéenne.

L'essentiel de notre étude a eu pour cadre la Cerdagne (Pl. 1). Cette région, à cheval sur la France et l'Espagne, est constituée par un plateau d'effondrement, situé au cœur même de la zone axiale, d'altitude comprise entre 800 et 1 600 m. La Cerdagne est cernée par une série de massifs montagneux élevés, dont les altitudes avoisinent le plus souvent 2 800 m. Ces massifs alimentent un réseau très riche de torrents qui, après un parcours plus ou moins sinueux, se déversent tous dans la rivière le Sègre, coulant au centre du plateau. La Cerdagne représente le bassin de réception de ce cours d'eau.

Nous avons aussi fait une série de recherches dans plusieurs régions voisines :

le Capcir, la région de Porté, l'Andorre et la région de Banyuls.

La figure n° 1 indique le cadre géographique de notre étude.

L'étude parasitologique que nous avons effectuée nous a conduit à prospecter un très grand nombre de stations aussi variées que possible et disséminées sur l'ensemble de notre aire d'étude.

Les stations étudiées sont en gros de deux types :

— soit des biotopes aquatiques au niveau desquels ont été menées les recherches sur les cycles de parasites de *Neomys* ;

— soit des biotopes terrestres qui ont servi de cadre aux études sur les parasites de *Sorex*.

Les biotopes aquatiques peuvent être représentés par :

— une zone de ruisselets près des sources d'altitude,

— une portion de torrent ou de rivière,

— un canal d'irrigation.

Les biotopes terrestres sont essentiellement composés par des bosquets d'essences diverses, localisés principalement dans les parties basses du plateau cerdan.

Nous donnons ci-dessous l'altitude et une brève description de chacune des stations étudiées. Pour les stations aquatiques, nous précisons de plus les températures minima et maxima de l'eau notées au cours de l'année.

La localisation exacte des stations est précisée sur la figure n° 2.

1. — Estavar I (1 220 m), (0°5 — 15°). Canal d'irrigation alimenté par la rivière l'Angoust, situé 500 m en amont du village d'Estavar : la station est représentée par la partie du canal longeant la rivière.
2. — Estavar II (1 220 m), (0°5 — 15°). Partie distale du canal d'arrosage précédent : le canal serpente au milieu de jardins maraîchers.

Source : MNHN, Paris

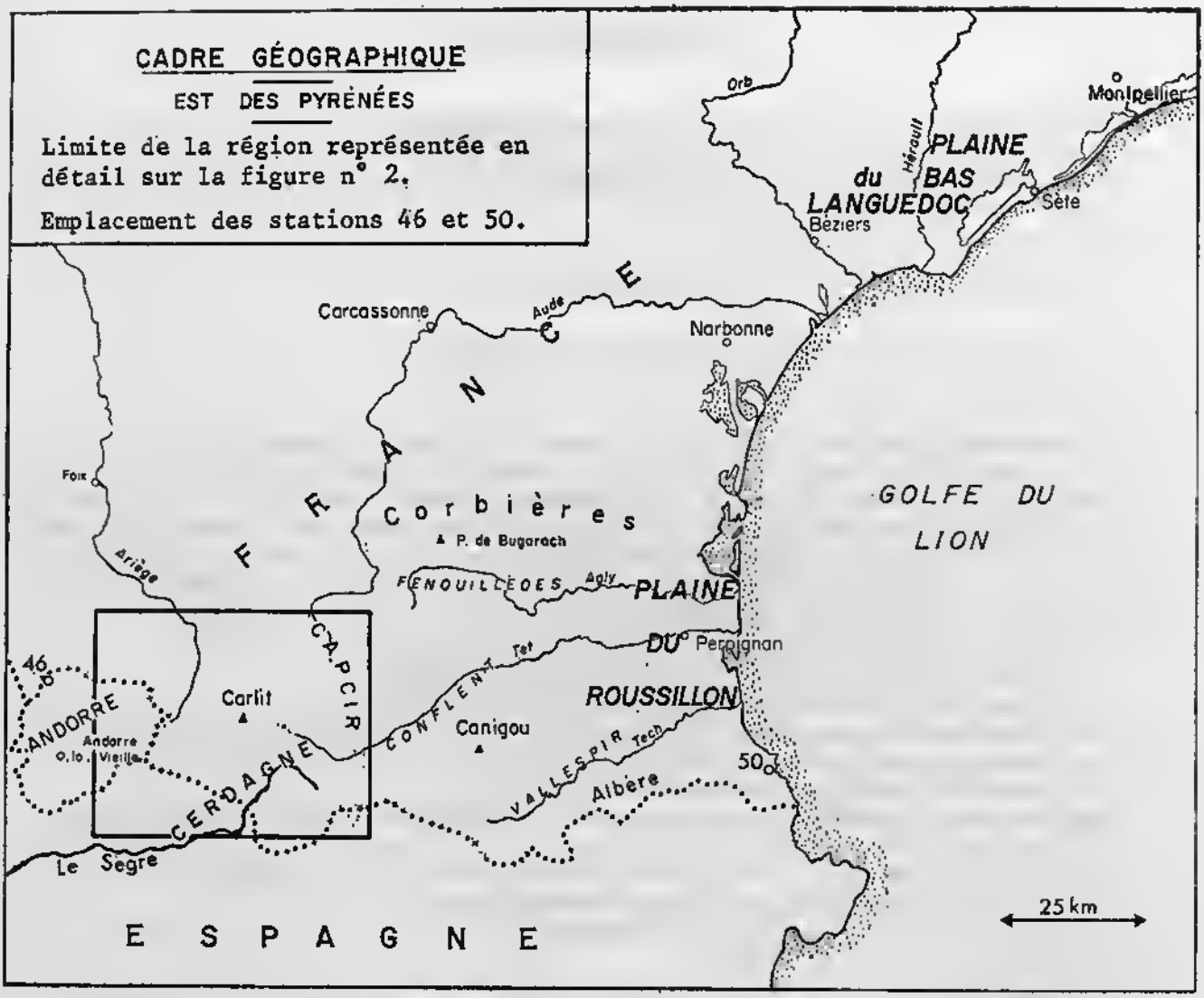


FIG. 1.

Source : MNHN, Paris

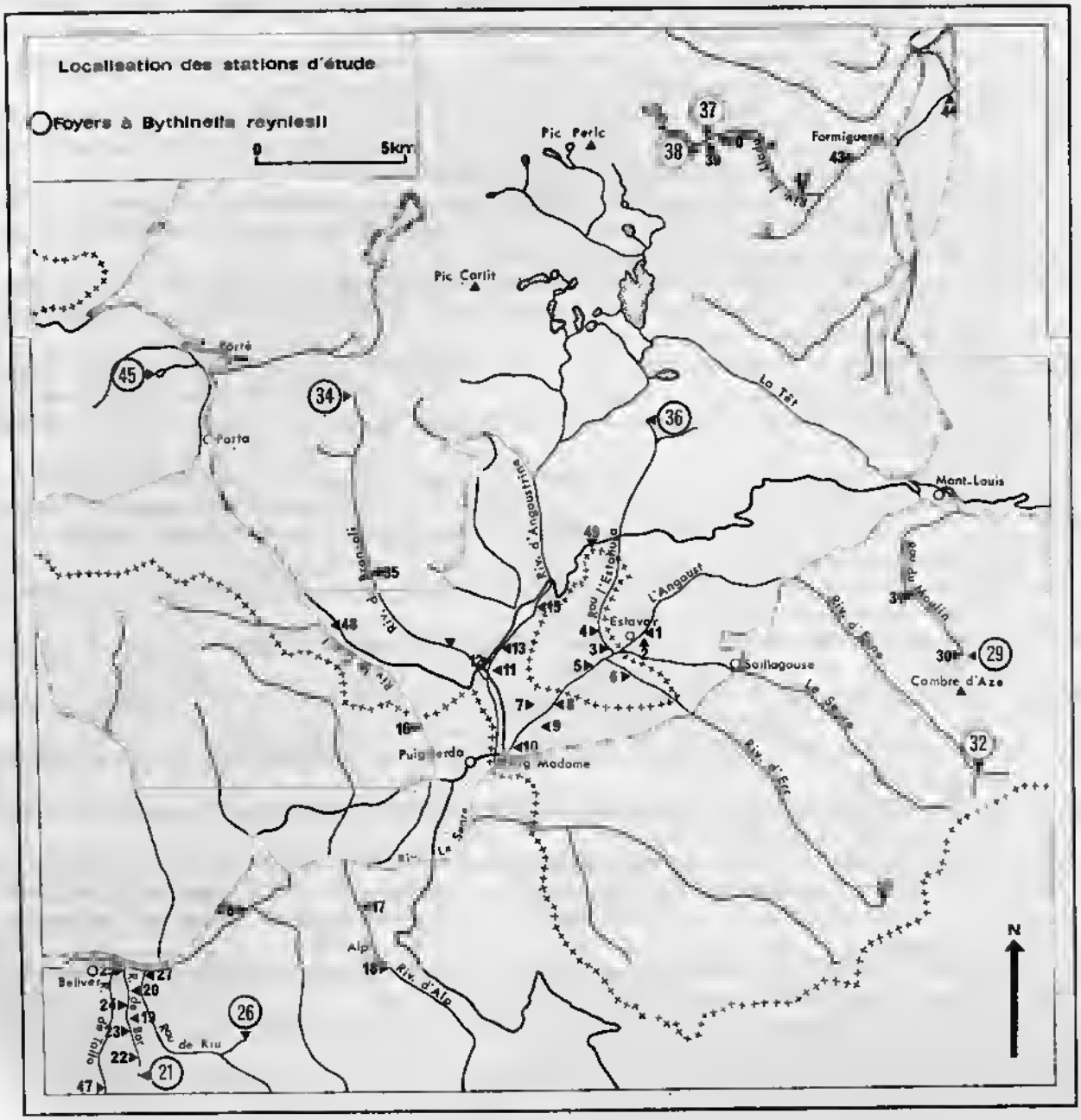


FIG. 2.

Source : MNHN, Paris

3. — Estavar III (1 220 m), (0°5 — 17°). Ruisseau l'Estahuja avant sa confluence avec le Sègre : le torrent coule sur des terrains schisteux Ordoviciens.
4. — Estavar IV (1 240 m), (0°5 — 17°). Ruisseau l'Estahuja 1 km en amont de la station précédente : la rive gauche du cours d'eau est peuplée par un petit bosquet d'Aunes et de Peupliers.
5. — Llivia I (1 190 m), (0°5 — 16°). La rivière le Sègre et les canaux d'irrigation qu'elle alimente au niveau du village espagnol de Llivia.
6. — Llivia II (1 235 m), (0°5 — 17°). Rivière d'Err et ses canaux d'irrigation près du bameau espagnol de Gorguja : la station englobe aussi un petit bosquet d'Aunes.
7. — Caldegas (1 170 m), (0°5 — 15°). Canal d'irrigation important alimenté par le Sègre, situé près du Mas Travi (Commune de Caldegas) : le canal, bordé sur la plus grande partie de son cours par des Aunes, traverse des prairies et des jardins maraîchers.
8. — Onzes (1 190 m), (0°5 — 15°). La rivière le Sègre et ses différents canaux d'irrigation au niveau du village de Onzes : la station comprend aussi un certain nombre de petits bosquets d'Aunes, très denses, qui peuplent les rives de la rivière.
9. — Bourg-Madame I (1 140 m), (0°5 — 16°). Canal d'irrigation à fort débit et très long qui naît dans le Sègre près du Mas Travi (Commune de Caldegas) : le canal a surtout été étudié dans la partie qui longe la route Caldegas — Hix.
10. — Bourg-Madame II (1 100 m), (0°5 — 16°). Canal d'irrigation qui prend naissance dans le Sègre 500 m en amont du village de Bourg-Madame : le canal traverse essentiellement des prairies.
11. — Ur I (1 190 m). Bosquet d'Aunes situé en bordure de la départementale, 30, au Sud du village d'Ur.
12. — Ur II (1 190 m), (0°5 — 15°). Canal d'irrigation qui prend naissance dans la rivière d'Angoustrine, à l'Ouest du village d'Ur : ce canal, de faible importance, traverse essentiellement des prairies.
13. — Ur III (1 210 m). Bosquet d'Aunes bordant la rive gauche de la rivière d'Angoustrine, un peu en amont du village d'Ur.
14. — Ur IV (1 220 m), (0°5 — 17°). Rivière de Brangoly 500 m en amont du village d'Ur : le torrent traverse des terrains schisteux Ordoviciens.
15. — Villeneuve (1 300 m), (0°5 — 16°). Rivière d'Angoustrine et ses canaux d'arrosage au niveau du Mas Fleury (Commune de Villeneuve).
16. — Guils (1 210 m), (0°5 — 15°). Canal d'irrigation important naissant dans la rivière le Carol à l'Est du hameau espagnol de Saneja.
17. — Alp I (1 170 m), (0°5 — 16°). Rivière d'Alp et ses canaux d'irrigation au niveau du village espagnol d'Alp.
18. — Alp II (1 190 m), (0°5 — 16°). Rivière d'Alp 1 km en amont du village d'Alp : la rivière offre déjà à ce niveau un caractère de torrent.
19. — Bor I (1 100 m), (7° — 10°). Canal d'arrosage provenant de la résurgence de Bor (Espagne) : le canal alimente la pisciculture de ce village avant d'être utilisé pour l'irrigation des cultures.
20. — Bor II (1 050 m), (8° — 13°). Canal d'irrigation qui naît dans la rivière de Bor près du bameau de Balltarga.
21. — Bor III (1 150 m), (7° — 10°). Résurgence de Bor : les pierres calcaires du lit de la rivière sont totalement recouvertes par des Bryophytes.
22. — Bor IV (1 110 m), (8° — 11°). Rivière de Bor 500 m en aval de la résurgence : les mousses sont toujours présentes sur les galets de la rivière.
23. — Bor V (1 100 m), (8° — 12°). Rivière de Bor 1 000 m en aval de la résurgence : les mousses s'observent seulement par endroits.
24. — Bor VI (1 070 m), (8° — 12°). Rivière de Bor 1 500 m en aval de la résurgence. Le lit de la rivière n'abrite plus de groupement végétal.
25. — Bor VII (1 050 m), (8° — 12°). Rivière de Bor 2 500 m en aval de la résurgence, avant sa confluence avec le Sègre.
26. — Riu I (1 180 m), (7° — 11°). Résurgence située 500 m au Nord du village espagnol de Riu. Au niveau des 50 premiers mètres, le ruisseau est envahi par un peuplement très dense de *Nasturtium officinale*.

Source : MNHN, Paris

27. — Riu II (1 100 m), (8° — 13°). Ruisseau de Riu avant sa confluence avec le Sègre.
28. — Isobol (1 040 m), (1° — 16°). Rivière le Sègre et ses canaux à l'Est du village espagnol d'Isobol.
29. — Aiguaneix (1 890 m), (0°5 — 7°). Groupe de ruisselets donnant naissance au ruisseau du Moulin (Commune de Planes) : cet ensemble de sources est colonisé par l'association végétale endémique des Pyrénées à *Saxifraga aquatica.*
30. — Planes I (1 890 m), (0°5 — 7°). Ruisseau du Moulin immédiatement en aval de la source : la pente très importante confère au ruisseau un caractère de torrent.
31. — Planes II (1 480 m), (1° — 13°). Ruisseau de Planes 3 km en aval de la source : le cours d'eau coule ici de façon plus paisible au milieu des prairies.
32. — Source de la rivière d'Eyne (2 500 m), (0°5 — 7°). Ensemble de ruisselets constituant la source de la rivière. Cette station est colonisée par le groupement à *Saxifraga aquatica.*
33. — Source de la rivière d'Err (2 360 m), (0°5 — 3°). Groupe de ruisselets donnant naissance à la rivière d'Err : l'eau s'écoule sur des pentes schisteuses très raides.
34. — Brangoly I (2 180 m), (0°5 — 10°). Complexe de petits ruisseaux descendant des pentes du Carlit et confluant pour former le ruisseau de Brangoly.
35. — Brangoly II (1 460 m), (0°5 — 14°). Ruisseau en amont du village de Brangoly.
36. — Estahuja I (1 930 m), (0°5 — 10°). Ensemble de petits ruisselets se réunissant pour former le ruisseau de l'Estahuja.
37. — Déversoir Estanyol de la Lladure (1 850 m), (0°5 —12°). Déversoir d'un petit étang peu profond : le lit du ruisseau est complètement tapissé sur une longueur de 300 m par un peuplement de Renoncules aquatiques.
38. — Ruisseau de la Bassette (1 850 m), (0°5 — 7°). Ruisseau de 200 m de long, riche en végétation (Renoncules et mousses), alimenté par une source.
39. — Lladure I (1 850 m), (0°5 — 14°). La Lladure au niveau des deux stations précédentes : la rivière offre ici l'aspect d'un torrent. Son lit, de nature cristalline, est totalement dépourvu de végétation.
40. — Lladure II (1 830 m), (0°5 — 14°). La Lladure, 100 m en aval de sa confluence avec le déversoir de l'Estanyol et le ruisseau de la Bassette.
41. — Lladure III (1 750 m), (0°5 — 15°). La Lladure, 3 km en aval de la station 39. La rivière traverse paisiblement la forêt de Pins à crochets.
42. — Lladure IV (1 650 m), (0°5 — 15°). La Lladure, 6 km en aval de la station 39 : la rivière coule ici sur un terrain à faible pente.
43. — Lladure V (1 560 m), (0°5 — 15°). La Lladure, 9 km en aval de la station 39 : la rivière reprend à cet endroit un caractère de torrent.
44. — Lladure VI (1 450 m), (0°5 — 15°). La Lladure, 500 m en aval du village de Formiguères.
45. — Porte (2 060 m), (0°5 — 7°). Ruisselets alimentant le petit étang de Porté, riches en végétation (Bryophytes surtout).
46. — Tristany (2 100 m), (0°5 — 7°). Sources situées sur la rive gauche de la rivière de Tristany : *Nasturtium officinale* envahit les ruissellements après les sources.
47. — Tallo (1 100 m), (0°5 — 13°). Rivière de Tallo, 1 km en amont du village espagnol de Tallo, situé au pied de l'imposante barrière calcaire que constitue la Sierra del Cadi.
48. — Carol I (1 430 m). Important bosquet essentiellement composé d'Aunes s'étendant sur la rive gauche de la rivière le Carol 1 km en amont du village d'Enveigt.
49. — Targasonne I (1 600 m). Bois constitué en grande partie de Noisetiers, localisé au Sud-Ouest du village de Targasonne.
50. — Banyuls (50 m). Cette station groupe un nombre relativement important de biotopes se distribuant autour de la région de Banyuls. C'est à leur niveau qu'ont été capturées les Musaraignes musettes : *Crocidura russula.*

Source . MNHN, Paris

Chapitre deuxième

MÉTHODOLOGIE

I. — Techniques microscopiques.

Nous avons fait appel pour l'étude des parasites aux techniques histologiques classiques :

— fixation des Helminthes ou des organes parasités au Bouin, au Halmi ou au Carnoy, suivant le matériel à étudier ;

— coloration des parasites adultes au Carmin boracique de Grenacher, au Carmin de Gower ou au Carmin chlorydrique ;

— coloration à l'Azan de Heidenhain des coupes sériées.

Au cours de l'étude des formes larvaires de Digènes (sporocystes, rédies, cercaires), nous avons constamment utilisé un équipement microscopique à contraste de phase. Celui-ci permet une recherche plus aisée des structures fines (flammes vibratiles, éléments sensoriels).

L'imprégnation argentique des miracidiums et des cercaires pour l'étude de la chétotaxie a été faite d'après la technique proposée par Richard (1971).

II. — Techniques d'analyse et d'enregistrement.

Dans l'étude écologique des milieux, nous avons analysé et enregistré un certain nombre de composantes abiotiques. Au niveau des milieux aquatiques, les mesures ont été faites en période d'étiage (le plus souvent au mois d'août), époque au cours de laquelle les dilutions des différents sels sont les plus faibles.

Pour la réalisation de ce travail, nous avons fait appel à une série de techniques qu'il nous paraît indispensable de résumer.

A. — *Analyses Chimiques.*

Les analyses des principaux paramètres chimiques des eaux, à l'exception de l'Oxygène, ont été faites sur place à l'aide de la malette d'analyse portable HACH. Ce matériel, très fiable, nous a toujours donné satisfaction et permet dans tous les cas d'obtenir des résultats précis. La réalisation des dosages fait appel soit à des techniques volumétriques, soit à des techniques colorimétriques, suivant les facteurs chimiques à étudier. Nous avons analysé le plus couramment les facteurs chimiques suivants : l'alcalinité totale, la dureté totale, les nitrates, les phosphates et les sulfates. La teneur en silice et en fer des eaux a été aussi déterminée à certaines occasions.

Dans un souci de rationalisation des informations recueillies, l'expression des résultats tient compte de la codification proposée par Nisbet et Verneaux (1970).

• Alcalinité totale.

Tous les échantillons d'eau analysés ont donné une alcalinité à la phénolphtaléine égale à zéro. L'alcalinité dosée, représentant l'alcalinité totale, est exprimée en p.p.m. de CO_3H^-.

Source : MNHN, Paris

• Dureté totale.

Cette valeur représente la somme des concentrations calcique et magnésienne. Cette teneur en alcalino-terreux est exprimée en p.p.m. de CO_3Ca.

• Nitrates.

Ce facteur est analysé au colorimètre.
La teneur en nitrate des eaux est exprimée en p.p.m. de NO_3^-.

• Phosphates.

Nous avons dosé exclusivement les ortho-phosphates.
Ceux-ci sont dosés par colorimétrie. Leur teneur est exprimée en p.p.m. de PO_4^{---}.

• Sulfates.

Les sulfates sont dosés par colorimétrie.
Leur teneur est exprimée en p.p.m. de SO_4^{--}.

• Silice et Fer.

Ces éléments sont dosés par colorimétrie.
Leur teneur dans l'eau est exprimée en p.p.m.

La quantité d'Oxygène dissous des eaux, témoin le plus souvent de l'activité métaholique des organismes qui peuplent les cours d'eau, a été aussi recherchée au niveau des différents biotopes étudiés. Ce paramètre a été déterminé *in situ* à l'aide de l'enregistreur d'Oxygène dissous et de température RUSTRAK 192 (Pl. 2 B). Cet appareil, d'une fiabilité remarquable, permet d'atteindre des précisions de mesure de l'ordre de 2 %.

L'élément analyseur est composé par une cellule galvanique qui ne débite du courant qu'en présence d'Oxygène. L'anode de Plomb et la cathode d'Argent de la sonde sont isolées du milieu extérieur par une membrane semi-perméable qui permet le passage de l'Oxygène dans la cellule. En présence d'O_2, la cathode est dépolarisée et la sonde débite du courant. Le passage du courant entre les électrodes est proportionnel à la concentration d'Oxygène dans le milieu.

Un enregistreur couplé à la fois à la cellule à Oxygène et à une sonde à température (thermocouple) permet un enregistrement permanent des deux paramètres pendant un mois. Nous avons le plus souvent fait des enregistrements d'une durée de 24 heures.

B. — *Analyses Physiques.*

1. — *Température.*

Pour l'enregistrement de la température soit en milieu terrestre, soit en milieu aquatique, nous avons utilisé des thermographes à sonde de marque LUFFT. En fonction du degré de précision demandé, nous avons fait appel tantôt à des enregistreurs ayant une durée de rotation de tambour de 7 heures, tantôt à des enregistreurs assurant un enregistrement pendant 30 jours.

2. — *Conductivité électrique.*

La conductivité électrique, exprimée en μ hos/cm/cm^2, a été déterminée sur place à l'aide du conductivimètre HACH, modèle 2200.

Ce paramètre, proportionnel à la quantité de sels ionisables dissous, constitue une bonne indication du degré de minéralisation d'une eau.

Source . MNHN, Paris

3. — *pH.*

Les analyses de pH ont été effectuées grâce à l'électropHmétre de terrain TACUSSEL, modéle P 50, qui permet une précision de mesure de l'ordre de 0,1 unité pH.

L'existence de variations importantes du pH des eaux au cours de la journée a motivé la conception d'une unité d'enregistrement de ce facteur pouvant fonctionner de façon autonome sur le terrain (Pl. 2 B).

Cette unité était composée du pHmétre couplé à un enregistreur à pointés PEKLY, type Multiscript 3. Cet enregistreur, alimenté par une pile, assure un enrengistrement en continu pendant 48 heures.

4. — *Humidité relative.*

Au cours de l'étude que nous avons menée sur l'écologie des Limaces, le facteur « Humidité relative » s'est révélé avoir une grande importance.

L'analyse de ce facteur a été faite à l'aide d'un hygrométre WALLAC, type EP. 400 (Pl. 2 A). L'élément sensible de cet appareil est constitué par une cellule de détection de l'humidité au Chlorure de Lithium, à très haut degré de précision ($\pm$ 2 %).

Le principe d'analyse est basé sur la relation existant entre la température de rosée de l'air et la température T à laquelle il faut porter une solution sursaturée de ClLi pour obtenir, au-dessus de cette solution, la pression partielle de vapeur d'eau correspondant à cette température de rosée. Cette relation ne dépendant que des propriétés du sel considéré, il est possible, connaissant T, de connaître la température du point de rosée de l'air.

L'unité de mesure étant constituée par une sonde mobile, ce type d'hygromètre permet d'effectuer des mesures ponctuelles dans l'espace et notamment à la surface du sol.

Dans le but de connaître les variations nycthémérales de l'humidité relative, nous avons couplé l'hygromètre avec un enregistreur galvanométrique à pointés PEKLY (type multiscript 3).

Cette unité d'enregistrement peut permettre une analyse en continu pendant 48 heures de l'humidité relative.

Les enregistreurs PEKLY et RUSTRAK ont une vitesse minimum de défilement du papier de 2 cm par heure. L'enregistrement d'un paramètre pendant un cycle de 24 heures s'inscrit donc sur une longueur de 48 cm. Pour faciliter l'analyse des courbes obtenues, nous avons retranscrit les tracés sur des diagrammes de 25 cm.

5. — *Vitesse du courant.*

La vitesse du courant dans le cours d'eau a été déterminée grâce au moulinet à hélice OTT. Le nombre de tours d'hélice par unité de temps, fonction de la vitesse du courant, est calculé à l'aide d'un compteur à impulsions relié au moulinet.

III. — Techniques expérimentales.

A. — *Élevage des Musaraignes.*

La conservation des Musaraignes en captivité s'est révélée nécessaire pour la réalisation expérimentale des cycles de Plathelmintbes. Aprés beaucoup d'échecs, nous avons réussi à maintenir pendant de longues périodes (18 mois), dans les conditions de laboratoire, les espèces suivantes :

Neomys fodiens, *Sorex araneus* et *Crocidura russula.*

Au demeurant, nous avons obtenu la reproduction, à plusieurs reprises, de l'espéce *Crocidura russula.*

Les Musaraignes étaient gardées dans des terrariums de 80 × 50 × 40 cm, aménagés avec des feuilles sèches et des troncs d'arbre à l'intérieur desquels elles creusent leur nid. Le métabolisme très

Source : MNHN, Paris

élevé de ces animaux impose un apport quotidien de nourriture. L'alimentation qui s'est révélée la plus adaptée aux besoins trophiques de ces Insectivores est composée d'une pâtée du commerce de marque KIT-KAT. Plusieurs Grillons domestiques vivants sont aussi donnés quotidiennement à chaque Musaraigne.

Nous avons pu vérifier que l'alimentation à base de KIT-KAT entraînait très rapidement une défaunation des Musaraignes. Nous avons utilisé cette propriété chaque fois que nous avions besoin, pour une infestation, d'animaux indemnes d'Helminthes. L'obtention de plusieurs portées de *Crocidura russula* nous a permis aussi de disposer pour l'expérimentation d'animaux de cette espèce totalement dépourvus de parasites.

B. — *Conservation des Invertébrés vivants.*

Les Limaces utilisées pour nos expériences ont été placées dans des terrariums de 30 × 20 × 15 cm, au fond couvert de mousses. Le plus souvent, les Limaces ont été conservées en enceintes climatiques, dans une atmosphère saturée d'humidité. Elles ont été nourries exclusivement avec de la salade donnée *ad libitum*. Nous avons obtenu sans difficulté la reproduction des *Arion* en laboratoire, ce qui nous a permis de pouvoir expérimenter sur des individus absolument indemnes de parasites.

Les larves aquatiques d'Insectes, les Mollusques et les Annélides ont été gardés dans des cristallisoirs dont l'eau était oxygénée en permanence par des aérateurs. Les cristallisoirs comprenaient le plus souvent un fond sableux, des cailloux et des plantes aquatiques (Renoncules, Cresson, etc...).

Les espèces vivant dans les eaux très froides d'altitude ont été maintenues soit à l'intérieur d'enceintes climatiques, soit en chambre froide.

C. — *Recherche des formes larvaires.*

Pour la recherche des Mollusques (*Bythinella* essentiellement) émetteurs de cercaires, nous avons utilisé des plaques en matière plastique alvéolées « Disposo stray », de 30 × 21 cm. Dans un premier temps, les Mollusques sont placés par groupe de 10 dans chaque alvéole. Lorsque l'examen à la loupe binoculaire révèle la présence de cercaires dans une alvéole, les Mollusques de l'alvéole sont isolés sur une deuxième plaque.

Les infestations des Invertébrés avec les cercaires ont été réalisées dans des cristallisoirs de dimensions variables. Pour chaque expérience, un lot témoin a été disséqué en même temps que le lot infesté, dans le but de vérifier si le lot utilisé était effectivement non parasité.

Le parasitisme des larves aquatiques d'Insectes a toujours été étudié après une dissection minutieuse de l'Invertébré. Chaque dissection a été faite selon le protocole suivant :

— la tête est séparée du reste du corps, entraînant avec elle le tube digestif ;

— les 6 paires de pattes sont sectionnées à leur base ;

— deux incisions latérales permettent d'obtenir un volet dorsal comprenant le notum et les tergites abdominaux et un volet ventral comprenant le sternum et les sternites abdominaux ;

— la partie interne des deux volets est raclée au scalpel : les tissus (muscles, tissus adipeux) ainsi détachés sont étalés sur le fond d'une boite de Pétri et humidifiés avec de la solution physiologique pour invertébrés.

L'observation à la loupe des tissus isolés permet de révéler très facilement la présence ou l'absence de métacercaires.

Nous avons étudié dans ce travail le parasitisme de prés de 40 000 Invertébrés récoltés dans la nature.

Source : MNHN, Paris

IV. — Techniques de capture et de prélèvement dans la nature.

A. — *Capture des Vertébrés.*

Les Musaraignes ont été capturées à l'aide de deux types de pièges : les pièges « ratière » et les « Mammal trap ».

Les pièges « ratière » ont été utilisés au cours de nos recherches sur l'helminthofaune des Musaraignes. Ces pièges, très maniables, permettent des captures relativement abondantes, mais dans la plupart des cas les Musaraignes sont trouvées mortes dans le piège.

Les « Mammal trap », dans lesquels l'animal dispose après sa capture d'une litière et de nourriture, assurent par contre la survie des individus. Ce type de piège a été utilisé chaque fois que nous avions besoin de Musaraignes vivantes pour l'expérimentation.

Dans l'étude relative à la détermination de l'effectif absolu des parasites chez l'hôte définitif, nous avons été conduit à recenser la population de Musaraignes vivant sur une surface définie. La technique de recensement par piégeage total d'une surface (piégeage exhaustif) nous est apparue comme la plus valable dans nos milieux et pour notre matériel. Cette méthode ne peut cependant fournir des résultats significatifs qu'à la condition impérative d'utiliser un très petit écart entre pièges (Spitz, 1969). Les résultats des recensements entrepris dans les milieux de Basse Cerdagne et d'altitude montrent que les effectifs des populations de Musaraignes fluctuent en définitive très peu dans les divers biotopes : cet effectif peut se chiffrer pour *Neomys fodiens* à environ 5 individus sur une longueur de berge de cours d'eau de 10 m.

Au cours de notre étude, nous avons capturé au total 545 Soricidés :

273 *Neomys fodiens* ;
119 *Sorex araneus* ;
45 *Sorex minutus* ;
108 *Crocidura russula*.

B. — *Prélèvement d'Invertébrés.*

Les Invertébrés aquatiques (Mollusques, larves aquatiques d'Insectes) ont été le plus souvent prélevés à l'aide de filets en nylon fixés sur un cadre métallique. Nous avons utilisé des filets de 30 × 20 cm, de maille variable (au maximum 0,3 mm) suivant le matériel à prélever. De manière générale, les Invertébrés ont été recueillis en soulevant les pierres ou en secouant les végétaux aquatiques à l'entrée du filet.

Pour les échantillonnages quantitatifs, nous avons eu recours au filet de SURBER (Pl. 2 C). Cet échantillonneur se compose de deux cadres rectangulaires en aluminium, réunis par deux pièces latérales de tissu qui ont pour rôle de canaliser l'eau dans le filet placé perpendiculairement au courant. Un des cadres tient le filet, le deuxième, posé à plat sur le fond, délimite une surface d'échantillonnage de 1/5 de m^2.

Source : MNHN, Paris

DEUXIÈME PARTIE

BIOLOGIE DES CYCLOPHYLLIDES ET ÉCOLOGIE DE LEURS CYCLES

Les différents travaux parasitologiques consacrés aux *Soricidae* d'Europe ont montré qua ces hôtes abritaient une faune helminthologique très riche, tant sur le plan qualitatif que sur le plan quantitatif. Dans l'ordre des *Cyclophyllidea* notamment, on assiste à una véritable « explosion évolutive » du genre *Hymenolepis* chez ces Insectivores. Parmi les 13 espèces de Cyclophyllides recensées chez les *Soricinae* pyrénéens, seules deux espèces n'appartiennent pas au genra *Hymenolepis* : ce sont *Choanotaenia crassiscolex* (Von Linstow, 1898) et *Choanotaenia estavarensis* Euzet et Jourdane, 1968, parasites respectivement de *Sorex* et de *Neomys*.

En ce qui concerne les *Hymenolepis*, les modalités de leur évolution sont totalement différentes selon que l'on s'adresse à des espèces parasites des *Sorex* ou des *Neomys*. Dans le premier cas, les hôtes intermédiaires font partie sans exception de biocénoses terrestres, dans la second cas, les Cyclopbyllides se développent toujours à l'état larvaire chez des Invertébrés aquatiques.

Les deux espèces de *Choanotaenia* quant à alles offrent la particularité d'évoluer chez le même hôte intermédiaire, bien que chacune soit étroitement spécifique au stade adulte de Vertébrés colonisant des écosystèmes différents. Les problèmes posés par leur transmission à des hôtes Vertébrés intégrés dans des chaînes alimentaires fondamentalement complémentaires s'étant révélés tout à fait originaux, nous avons limité nos recherches sur les Cyclophyllides aux deux seules espèces de *Choanotaenia*.

Nous allons envisager successivement la biologie de ces deux espèces et l'écologie de leurs cycles.

Chapitre premier

BIOLOGIE DES CYCLOPHYLLIDES

I. — Généralités.

Dans les cycles de *Choanotaenia* d'Oiseaux et de Mammifères décrits jusqu'ici, la larve a toujours été rencontrée exclusivement chez des Gastéropodes Pulmonés terrestres. Les deux espèces de *Choanotaenia* de notre travail ne font pas exception à cette règle.

Le cysticercoïde de *Choanotaenia crassiscolex* a été identifié pour la première fois en Pologne par Kisielewska (1958) chez 8 espèces de Mollusques Pulmonés : *Vitrina pellucida* s'est néanmoins révélée être l'espèce la plus couramment parasitée dans ce pays. La larve de *Ch. crassiscolex* a fait par la suite l'objet d'une étude anatomique très détaillée par Rawson et Rigey (1960), qui l'ont rencontrée en Angleterre chez le Gastéropode *Oxychilus cellarius*. Ce Cyclophyllide a aussi été découvert à l'état larvaire en Tchécoslovaquie par Prokopic (1969) chez plusieurs espèces de Pulmonés terrestres, dont *Arion rufus*, et en Bulgarie par Prokopic, Dimitrova et Coll. (1970) chez les Mollusques *Succinea*

Source : MNHN, Paris

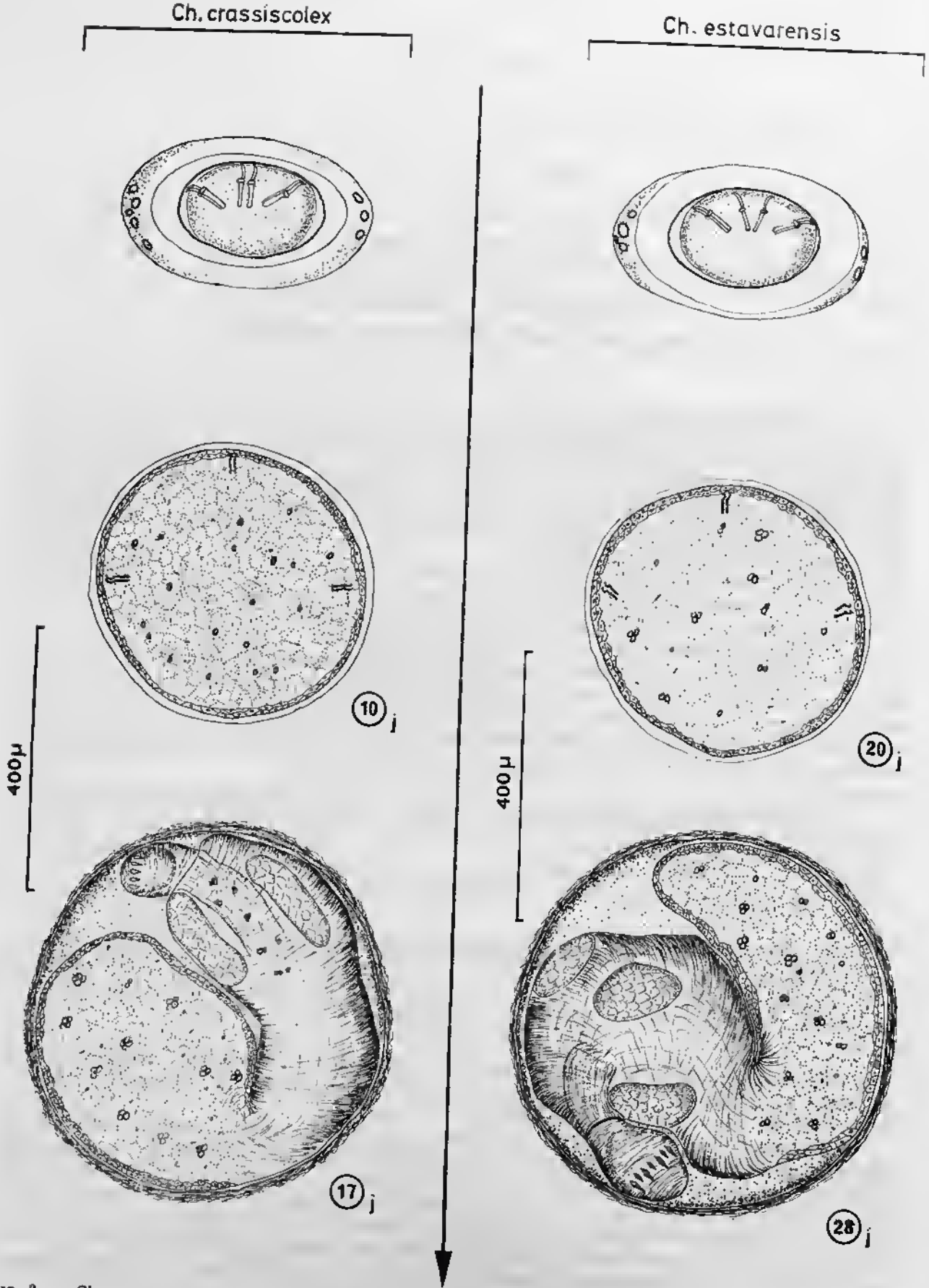


FIG. 3. — *Choanotaenia crassiscolex* et *Choanotaenia estavarensis*. Morphologie générale de l'embryon hexacanthe et des premiers stades (A et B) de l'évolution larvaire chez le Mollusque.

Source : MNHN, Paris

elegans et *Monacha cartusiana*. L'étude expérimentale de l'évolution larvaire de *Ch. crassiscolex* n'a cependant pas été entreprise par ces auteurs.

En ce qui concerne l'espèce *Choanotaenia estavarensis*, son cycle biologique demeurait jusqu'ici inconnu. Nous avons publié récemment (JOURDANE, 1972) les traits principaux de son évolution larvaire chez l'hôte vecteur.

Dans ce chapitre, nous examinons en détail, après avoir défini la nature des hôtes possibles, les modalités de l'organogenèse larvaire des deux Cyclophyllides et donnons une description morphologique et anatomique très précise des divers stades rencontrés chez le Mollusque.

Cette étude expérimentale est complétée par l'analyse des modifications de l'évolution du cysticercoïde sous l'influence de la température et au cours des hyperinfestations.

II. — SCHÉMA DES CYCLES.

D'après nos recherches, les modalités des cycles de *Ch. crassiscolex* et de *Ch. estavarensis* dans les Pyrénées sont identiques et peuvent se schématiser comme suit :

— les œufs sont rejetés avec les fèces de la Musaraigne ;

— dans le milieu extérieur, les œufs sont ingérés par un Gastéropode *Arionidae* chez lequel a lieu la libération de l'embryon hexacanthe : celui-ci traverse le tube digestif et va se loger sur l'épithélium pulmonaire ou dans le rein pour y évoluer en cysticercoïde ;

— la Musaraigne s'infeste en consommant les Limaces parasitées.

III. — ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DU DÉVELOPPEMENT LARVAIRE DES DEUX ESPÈCES.

Nous avons tenté l'infestation expérimentale des Pulmonés terrestres les plus communs de notre région. Les infestations ont toujours été négatives chez les espèces suivantes :

— *Cepaea hortensis* (Müller, 1774) ;

— *Euomphalia strigella* (Draparnaud, 1801) ;

— *Arion intermedius* Normand, 1852 ;

— *Succinea putris* (Linné, 1758).

Le développement larvaire se déroule par contre toujours avec succès chez les deux Limaces :

— *Arion lusitanicus* (Mabille, 1870) ;

— *Agriolimax reticulatus* (Müller, 1774).

L'étude expérimentale du développement larvaire a été faite chez *A. lusitanicus* à la température de + 15° C. Une fois l'infestation réalisée, les terrariums renfermant les Limaces sont placés dans une atmosphère saturée d'humidité en enceinte climatique. Une photopériode de 12 heures d'éclairement par jour est réalisée à l'intérieur de l'enceinte.

Chez les deux Cyclophyllides, l'évolution de la larve passe par 4 stades qui peuvent se caractériser schématiquement comme suit :

* *Stade A* : massif cellulaire indifférencié ;
* *Stade B* : scolex formé, non invaginé ;
* *Stade C* : scolex invaginé ; cysticercoïde achevant sa morphogenèse ;
* *Stade D* : cysticercoïde infestant.

Le stade B ne peut s'observer que pendant une très courte durée (2 à 3 jours) au cours du développement : en effet, dès que la morphogenèse du scolex et la sclérification des crochets du rostre sont terminées, l'invagination du scolex a lieu très rapidement.

Source : MNHN, Paris

A. — *Développement larvaire de* Choanotaenia crassiscolex.

Les cysticercoïdes sont localisés sur l'épithélium pulmonaire de la Limace, plus rarement dans le rein (Pl. 5 A) ; cependant, à l'intérieur de ce dernier, ils ne s'observent jamais au sein même du tissu excréteur, mais toujours contre la paroi. Dans les cas d'hyperinfestations, tant expérimentales que naturelles, des larves sont parfois rencontrées dans la cavité générale, appendues à la paroi du tube digestif, et dans le tissu hépatique.

* *Stade A :*

10 jours après l'infestation, la croissance de la larve apparaît déjà très importante ; celle-ci, de forme sphérique, mesure environ 400 µ de diamètre contre 40 × 25 µ pour l'oncosphère (fig. 3 et Pl. 3 A). Une assise tégumentaire, formée de plusieurs couches de cellules allongées tangentiellement, occupe la périphérie de la larve. A l'intérieur, on observe un parenchyme constitué de cellules polyédriques, contiguës. Des corpuscules calcaires peuvent s'observer çà et là dans ce parenchyme. Les crochetons de l'embryon hexacanthe sont parfaitement visibles près de l'assise limitante : ils marquent la future région postérieure de la larve.

Le parasite est entouré de deux parois : une enveloppe larvaire, très mince, doublée extérieurement par un kyste provenant d'une réaction de l'hôte.

Vers la fin du stade A, l'évolution de la larve est marquée par la différenciation progressive du scolex et du rostre à partir d'un bourgeonnement qui naît au pôle opposé aux crochetons larvaires (Pl. 3 B). Dans nos recherches sur les facteurs influençant la morphogenèse, nous qualifions cette étape intermédiaire de phase A B.

* *Stade B :*

17 jours après l'infestation, le cysticercoïde, sphérique, mesure 500 µ de diamètre en moyenne. A l'intérieur, la larve apparaît formée de deux parties : le scolex proprement dit et la vésicule cystique (fig. 3 et Pl. 4 A).

Le scolex montre quatre ventouses de 170 × 70 µ, en voie de formation, et un rostre évaginé. Les crochets du rostre, qui apparaissent après l'individualisation des ventouses, se présentent sous des formes très variables en fonction de leur état de différenciation. Toutes les étapes de la sclérification peuvent s'observer, depuis la pointe effilée de la lame jusqu'au crochet entièrement formé. Le tégument du scolex est déjà à ce stade bien différencié.

La vésicule cystique est toujours limitée par plusieurs assises cellulaires. Le parenchyme a été progressivement résorbé : la zone centrale comprend maintenant une cavité à l'intérieur de laquelle aura lieu l'invagination du scolex (Pl. 8 B).

Ce stade peut être assimilé au « premier stade larvaire » décrit par Rawson et Rigby (1960). Ces auteurs accordent une grande signification phylogénique à ce stade et l'assimilent même à un « normal plerocercoid stade ». Nous pensons cependant, en accord avec Voge (1967), que cette interprétation phylogénique ne peut être retenue, les auteurs anglais n'ayant vraisemblablement pas vu les premières phases de l'évolution larvaire.

A la fin du stade B s'effectuent les mouvements d'invagination du rostre et du scolex : cette étape, que nous qualifions de phase B C, dure en moyenne de 3 à 4 jours. L'invagination du scolex à l'intérieur de la vésicule cystique n'a lieu que lorsque la sclérification des crochets est achevée.

* *Stade C :*

22 jours après l'infestation, le diamètre du kyste est de 500 µ en moyenne. A ce stade, le mouvement d'invagination du scolex dans la vésicule cystique est terminé. Néanmoins, le pore d'invagination n'apparaît pas encore fermé.

Les ventouses de la larve mesurent 265 sur 145 µ en moyenne. Les crochets du rostre ont acquis à ce stade la forme et la dimension qu'ils présenteront chez l'adulte ; nous avons compté le plus souvent 20 crochets mesurant 47 µ de longueur.

Source : MNHN, Paris

Les coupes des kystes nous permettent d'apporter des précisions d'ordre histologique à cette description (Pl. 5 B). La paroi du kyste, de nature mucopolysaccharidique, isole le cysticercoïde des tissus de l'hôte. A la périphérie externe du kyste, on note la présence de cellules, parfaitement distinctes des autres éléments cellulaires, qui semblent responsables de la sécrétion du matériel de la paroi kystique.

La paroi cystique externe est constituée par une couche tégumentaire fortement colorée en bleu sur les coupes traitées à l'Azan de Heidenhain. Elle est doublée intérieurement par une assise de cellules bien individualisées. Une lacune sépare, à ce stade, cette paroi de la paroi cystique interne qui apparaît formée d'éléments cellulaires semblables. Cette lacune, qui représente le reste de la cavité cystique, disparaît au fur et à mesure que le cysticercoïde se développe. Une couche tégumentaire très fine complète, du côté interne, la paroi de la larve et délimite la cavité qui contient le scolex.

Les assises cellulaires des deux parois cystiques, de même nature histologique, ne montreront aucune différenciation dans la suite du développement et apparaîtront sous le même aspect chez le cysticercoïde infestant.

Les couches fibreuses et élastiques, mises en évidence au niveau de la paroi des cysticercoïdes des Cyclophyllides, font totalement défaut ici.

31 jours après l'infestation, le kyste a légèrement augmenté de taille par rapport au stade précédent : il mesure 580 µ de diamètre en moyenne (fig. 4). L'évolution du cysticercoïde s'est traduite morphologiquement par un accroissement de taille des différentes parties et a été marquée par le comblement du pore d'invagination par un bouchon muqueux (Pl. 5 B). La présence de ce bouchon a été aussi signalée par Rawson et Rigby.

Au niveau des parois du cysticercoïde, on assiste à la coalescence des couches cellulaires précédemment décrites et à la disparition de la lacune cystique qui les séparait.

* *Stade D :*

40 jours après l'infestation, les kystes ont atteint leur taille définitive (Pl. 4 B et fig. 4). Ils mesurent en moyenne 600 µ de diamètre. C'est cette dimension que nous avons le plus souvent notée chez les kystes rencontrés dans les infestations naturelles. Sur coupes sériées, la paroi kystique réactionnelle apparaît nettement plus épaisse (3 µ) qu'au stade C. L'enveloppe larvaire est toujours présente.

Les ventouses mesurent en moyenne 290 µ sur 94 µ. Le rostre a 193 µ de longueur et porte de 18 à 20 crochets de 47 µ de longueur environ.

Les tissus de la larve, principalement dans la région du cou (zone de rattachement du scolex à la paroi du cysticercoïde), apparaissent nettement plus denses qu'au stade 31 jours. La paroi du cysticercoïde est beaucoup plus épaisse.

B. — *Développement larvaire de* Choanotaenia estavarensis.

Comme chez *Ch. crassiscolex*, les cysticercoïdes de *Ch. estavarensis* se localisent préférentiellement contre l'épithélium pulmonaire et plus rarement contre l'épithélium rénal des *Arion*. La présence de larves dans la cavité générale ou dans l'hépato-pancréas du Pulmoné ne s'observe que dans les cas d'hyperinfestations expérimentales ou naturelles.

* *Stade A :*

20 jours après l'infestation, l'augmentation de taille de l'embryon par rapport à l'oncosphère est déjà très sensible. Il mesure 380 µ de diamètre contre 40 × 25 µ pour l'oncosphère. La larve apparaît sous le même aspect (fig. 3 et Pl. 6 A) qu'une larve au stade 10 jours de *Ch. crassiscolex*. Elle est formée par un parenchyme central, entouré d'un épithélium pluristratifié, constitué d'éléments cellulaires de petite taille. Les crochetons de l'embryon hexacanthe, situés dans l'hémisphère postérieur, ne sont pas toujours visibles.

Chez cette espèce, il y a, au niveau du parenchyme central, beaucoup plus de granulations et de corpuscules calcaires que chez *Ch. crassiscolex*.

Source : MNHN, Paris

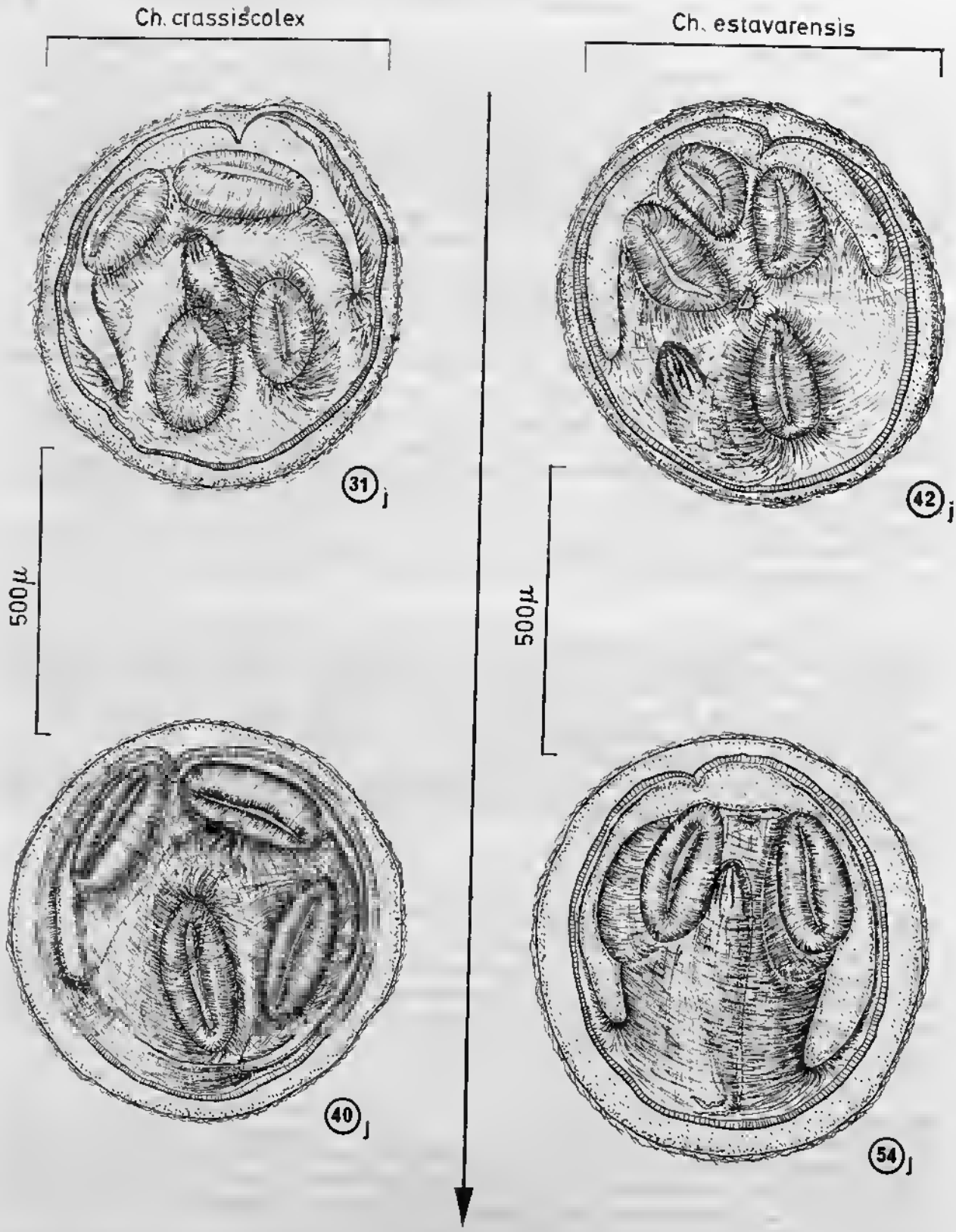


Fig. 4. — *Choanotaenia crassiscolex* et *Choanotaenia estavarensis*. Morphologie générale des derniers stades (C et D) de l'évolution larvaire chez le Mollusque.

Source : MNHN, Paris

* *Stade B :*

28 jours après l'infestation, l'accroissement du kyste est assez net. Il mesure 500 μ de diamètre en moyenne (Fig. 3 et Pl. 6 B).

A l'intérieur, le massif cellulaire embryonnaire a différencié à l'un de ses pôles l'ébauche du futur scolex. Une lacune importante occupe la partie centrale de la vésicule cystique. Le scolex apparaît déjà avec ses différents éléments caractéristiques : quatre ébauches des ventouses (120 × 53 μ) et un rostre évaginé. Sur ce dernier, les extrémités des lames des crochets, disposées suivant deux couronnes, sont parfaitement visibles à ce stade.

Cette larve est très mobile à l'intérieur du kyste.

33 jours après l'infestation, les kystes mesurent 550 μ de diamètre (Pl. 7 A). L'invagination du scolex n'a pas encore eu lieu. Le rostre est, chez la majorité des larves, évaginé. Sur ce dernier, la sclérification des crochets n'est pas tout à fait terminée : les crochets de la couronne supérieure mesurent en moyenne 71 μ de longueur contre 99 μ chez l'adulte ; ceux de la couronne inférieure 66 μ contre 94 μ chez l'adulte. Les ventouses apparaissent nettement plus différenciées.

De même que chez *Choanotaenia crassiscolex*, les phénomènes d'invagination du scolex ne se déclenchent que lorsque les crochets atteignent une taille voisine de celle qu'ils ont chez l'adulte.

* *Stade C :*

42 jours après l'infestation, le kyste montre un accroissement de diamètre peu important par rapport au stade précédent. Son diamètre est de 570 μ en moyenne (fig. 4).

A ce stade, l'invagination de la larve a eu lieu. Celle-ci est limitée par une couche tégumentaire qui s'est différenciée, comme chez *Ch. crassiscolex*, à partir de la paroi cystique externe de l'embryon. La structure histologique des parois cystiques externe et interne du cysticercoïde apparaît tout à fait identique à celle que nous avons signalée chez *Ch. crassiscolex*.

Le scolex invaginé montre, par rapport au stade précédent, les différenciations suivantes :
— Accroissement de la taille des ventouses qui mesurent en moyenne 217 × 121 μ ;
— allongement marqué du rostre (386 μ) ;
— apparition des crochets sous leur forme et leur longueur définitives (99 μ en moyenne pour les crochets de la couronne supérieure ; 94 μ pour ceux de la couronne inférieure).

* *Stade D :*

50 jours après l'infestation, la dimension de la sphère kystique est de 600 μ en moyenne (fig. 4 et Pl. 7 B).

Le cysticercoïde, sphérique, mesure environ 530 μ de diamètre. Le pore d'invagination est fermé, ici aussi, par un bouchon muqueux. Les ventouses, ovalaires, ont 230 × 110 μ. Le rostre est extrêmement développé puisqu'il mesure déjà, à ce stade, 500 μ de longueur. Les crochets du rostre ne montrent aucun changement par rapport au stade précédent.

La paroi cellulaire du cysticercoïde et la région du cou sont très riches en corpuscules calcaires.

C. — *Comparaison des modalités de l'évolution larvaire des deux espèces.*

Cette étude expérimentale permet de voir que les modalités de la formation du cysticercoïde sont tout à fait semblables chez les deux Cyclophyllides. Dans l'évolution larvaire de chacune des deux espèces se succèdent :
— une multiplication cellulaire aboutissant à un massif cellulaire indifférencié, mais montrant déjà une polarité définie par la place des crochetons ;
— une différenciation du scolex précédant l'invagination ;
— une maturation du cysticercoïde faisant suite à l'invagination du scolex.

Source : MNHN, Paris

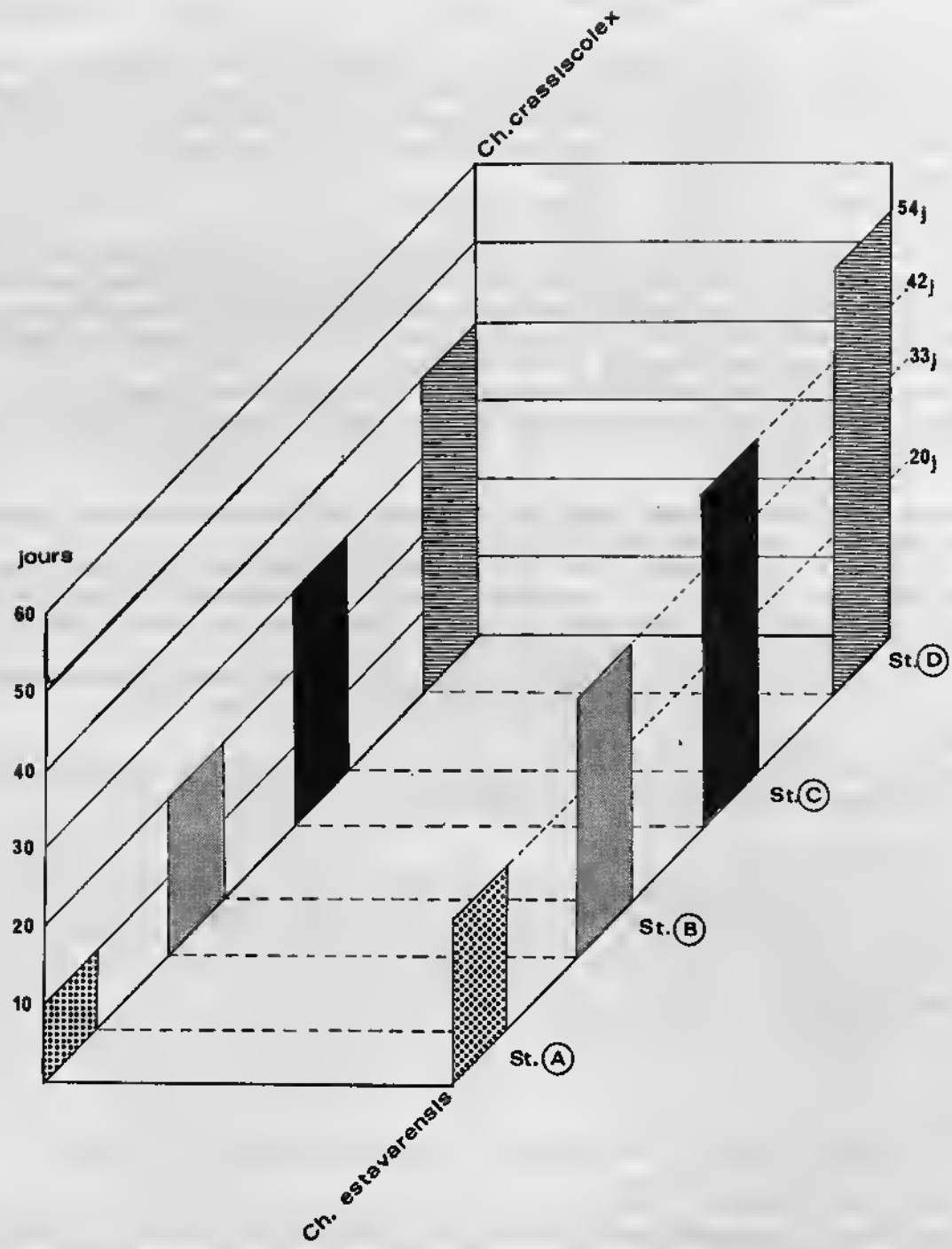


Fig. 5. — Comparaison de la durée de développement des quatre stades de l'organogenèse larvaire des deux *Choanotaenia*, à + 15° C.

Source : MNHN, Paris

Au cours de leur évolution, les deux larves présentent, à chacun des stades considérés, des caractères anatomiques et histologiques tout à fait comparables.

Soulignons que deux caractères permettent néanmoins de distinguer très aisément les cysticercoïdes des deux espèces :

— la longueur du rostre ;

— la dimension et la forme des crochets.

Sur le plan de la durée de développement des différents stades de la morphogenèse, les deux larves montrent des différences très marquées. Nous avons représenté sous forme d'histogrammes sur la figure 5 la durée des quatre phases de l'organogenèse des deux espèces, à la température expérimentale de + 15° C. Les différences fondamentales concernant la durée de la différenciation du scolex et la durée totale d'évolution du cysticercoïde apparaissent nettement :

— l'invagination du scolex, réalisée à 22 jours chez *Ch. crassiscolex*, ne s'observe pas avant 33 jours chez *Ch. estavarensis* ;

— les cysticercoïdes de *Ch. crassiscolex* sont infestants 40 jours après la pénétration de l'oncosphère chez le Mollusque, alors que ceux de *Ch. estavarensis* ne le sont que 54 jours après.

IV. — Infestation de l'hôte définitif.

Après l'infestation de la Musaraigne par des cysticercoïdes mûrs, le développement du Cestode jusqu'à la maturation nécessite aussi bien chez *Ch. crassiscolex* que chez *Ch. estavarensis* une trentaine de jours.

Il faut noter que les tentatives d'infestation de *Neomys fodiens* avec des cysticercoïdes de *Ch. crassiscolex* et de *Sorex araneus* ou *Sorex minutus* avec des larves de *Ch. estavarensis* se sont toujours soldées par des échecs.

Dès le 15e jour après l'infestation, nous avons pratiqué l'examen systématique des excréments de la Musaraigne. Cet examen n'a permis de déceler les œufs du parasite qu'à partir du 28e jour.

Lors de la dissection des hôtes, un mois après l'infestation, on trouve les adultes de *Ch. crassiscolex* et de *Ch. estavarensis* dans leur microbiotope habituel, le duodénum. Les Cestodes mesurent en moyenne respectivement 5 mm et 18 mm de longueur, dimensions très proches de celles observées dans les infestations naturelles.

Nous avons pu vérifier que la longévité des deux Cyclophyllides chez l'hôte définitif pouvait être très importante. Des Musaraignes, disséquées 5 mois après une infestation expérimentale, nous ont en effet livré des Cestodes toujours ovigères.

Il est vraisemblable que, dans les conditions naturelles, la durée de vie de ces espèces peut être encore plus longue. Ce caractère revêt, comme nous le verrons, une très grande importance sur le plan épidémiologique.

V. — Influence de la temférature sur le réveloffement larvaire.

L'étude expérimentale des cycles analysés plus haut a montré que l'évolution larvaire des deux espèces de *Choanotaenia* se déroule dans les meilleures conditions à la température de + 15° C.

Les enregistrements de la température du sol (entre 5 et 10 cm de profondeur), au niveau de plusieurs biotopes pyrénéens à *Arion lusitanicus*, révèlent cependant l'existence de différences thermiques très importantes (fig. 13) entre les minima hivernaux (— 1° C) et les maxima estivaux (+ 15° C).

En considération des variations thermiques auxquelles sont ainsi soumises les Limaces au cours du cycle annuel, il était très important de connaître quel était le rôle exact de la température sur le développement larvaire des deux espèces de *Choanotaenia*.

Nous avons étudié les modalités de leur développement aux températures de + 5°, + 9°, + 11° et + 20°, en les comparant à celles observées à la température de + 15° C utilisée dans le travail fondamental sur la morphogenèse de la larve.

Source . MNHN, Paris

Les expériences ont été réalisées à l'intérieur d'enceintes climatiques dont la température est régulée électroniquement avec une précision de 0°5. Les *Arion* sont placés dans les enceintes 24 heures après l'infestation. L'effet des températures sur l'évolution de la larve est observé 20 jours après pour *Ch. crassiscolex* et 33 jours après pour *Ch. estavarensis*. Ces durées ont été choisies car c'est au bout de ces laps de temps respectifs, qu'à la température de + 15° C, le scolex est entièrement formé mais non invaginé (stade B). Or, il s'agit là d'un stade bien caractérisé et de durée réduite. Par comparaison des états de différenciation observés avec ce stade repère, nous pouvons apprécier dès lors l'effet exact de la température d'expérience.

Comme nous le montrerons par ailleurs, la durée du développement larvaire varie assez sensiblement en fonction de l'âge des *Arion* infestés. Pour que ce facteur ne vienne pas fausser nos résultats, nous avons utilisé dans nos expériences des Limaces ayant en gros le même âge (largeur du bouclier comprise entre 15 et 20 mm).

Ces expériences ont montré que l'évolution normale du cysticercoïde n'est possible qu'à des températures comprises dans un intervalle défini. Au-dessous de cet intervalle, le développement de la larve est bloqué, au-dessus, celui-ci est affecté par des phénomènes de tératologie.

A. — *Intervalle de température permettant le développement.*

Deux séries d'expériences ont montré que le développement est possible à + 11° C et à + 20° C.

1. — Développement à + 11° C.

Les conditions et les résultats de l'expérience sont réunis dans le tableau 1.

Tableau 1.

6.XI.1971 — Infestation de 5 *A. lusitanicus* avec des œufs de *Ch. estavarensis*

N° des individus	Date de la dissection	Durée de l'expérience en jours	Résultats
1	10.XII.71	34	15 cysticercoïdes A et 6 cysticercoïdes A B
2	10.XII.71	34	7 cysticercoïdes A et 4 cysticercoïdes A B
3	10.XII.71	34	10 cysticercoïdes A et 4 cysticercoïdes A B
4	23.XII.71	47	58 cysticercoïdes B
5	23.XII.71	47	10 cysticercoïdes B

Nous avons vu plus haut qu'à la température de + 15° C la larve apparaît, 34 jours après l'infestation, au stade B, sur le point de s'invaginer. Ici, après le même temps d'évolution, 32 des larves recueillies se trouvent encore au stade A. Le stade B n'est atteint que 47 jours après l'infestation.

La vitesse de croissance de la larve de *Ch. crassiscolex* à la température de + 11° C n'a pu être analysée expérimentalement. Nous avons réussi cependant à connaître la durée de l'évolution jusqu'au stade B, grâce à l'étude de la dynamique de la population parasitaire dans la nature. Pour une température de la surface du sol voisine de + 11° C, nous avons vérifié que le développement larvaire jusqu'au stade B durait environ 30 jours. Chez *Ch. crassiscolex*, la vitesse de croissance de la larve à + 11° C apparaît donc aussi plus lente qu'à + 15° C.

Source : MNHN, Paris

A une température de + 11° C, le retard dans le développement des deux Cyclophyllides par rapport à la température de + 15° C est donc identique et égal à une dizaine de jours.

2. — Développement à + 20° C.

Nous n'avons pu étudier expérimentalement le développement larvaire à cette température que chez *Ch. estavarensis*. Il faut souligner qu'une telle température ne s'observe jamais dans les biotopes à *A. lusitanicus*. Par ailleurs, nous avons pu constater que la mortalité des Limaces gardées en captivité est relativement plus élevée à cette température. Les résultats de l'expérience suivante confirment que cette valeur de température est une valeur limite pour le développement du cysticercoïde.

• *Infestation le 18.V.1972*

Cinq *A. lusitanicus* sont infestés avec un lot d'œufs de *Ch. estavarensis* et placés ensuite à la température de + 20° C.

• *Dissection le 16.VI.1972 de 2* Arion *(soit 30 jours après)*

Nous trouvons au total chez les 2 *Arion* 78 cysticercoïdes au stade B C et 19 cysticercoïdes au stade B. Une très faible pression exercée sur la paroi des cysticercoïdes au stade B C déclenche l'évagination de la larve. Ce fait prouve que l'invagination est très récente et date tout au plus de 2 ou 3 jours.

L'examen du rostre des larves laisse apparaître de nombreux caractères tératologiques : les crochets sont soit courbes, soit sectionnés, par suite d'une sclérification incomplète qui les rend très fragiles.

• *Dissection le 18.VII.1972 des 3* Arion *restants (soit 60 jours après)*

Les 3 *Arion* nous livrent 96 cysticercoïdes au stade D. Les crochets des scolex montrent les mêmes tératologies que celles observées plus haut.

Nous avons infesté le 18.VII.1972 une Musaraigne aquatique avec 80 cysticercoïdes provenant de l'expérience précédente. Nous n'avons retrouvé, au cours de la dissection de la Musaraigne, effectuée 20 jours après, que 5 adultes de *Ch. estavarensis*. L'involution de la plupart des larves est liée vraisemblablement au caractère non fonctionnel du scolex qui ne permet pas aux Cestodes de se fixer sur les villosités intestinales.

Les expériences précédentes mettent en évidence l'existence *d'un intervalle de développement possible*. Cet intervalle se situe en gros entre des valeurs de température légèrement inférieures à + 11° C et des valeurs légèrement supérieures à + 20° C. La morphogenèse larvaire, bien que possible à + 20° C, est cependant affectée par des phénomènes de tératologie. La limite supérieure de l'intervalle de développement normal doit donc être recherchée très légèrement au-dessus de la valeur + 20° C. Les conditions optimales de développement se trouvent réalisées à des températures voisines de + 15° C.

3. — Vitesse de développement.

La figure 6 résume les résultats de nos recherches sur la variation de la vitesse de croissance des cysticercoïdes de *Choanotaenia* en fonction de la température. Les courbes du graphique expriment la variation du taux de croissance 100/DL (Durée d'évolution en jours jusqu'au stade B) en fonction de la température.

Ce mode d'expression de la vitesse de développement est le plus couramment employé pour les études des variations des vitesses d'un phénomène biologique en fonction de la température. La différence dans la vitesse de l'évolution larvaire des deux espèces de *Choanotaenia* apparaît très bien sur le graphique. Chez les deux espèces, nous pouvons constater que la variation de 100/DL en fonction de la température est presque rigoureusement linéaire entre les valeurs des températures d'expérience.

Source : MNHN, Paris

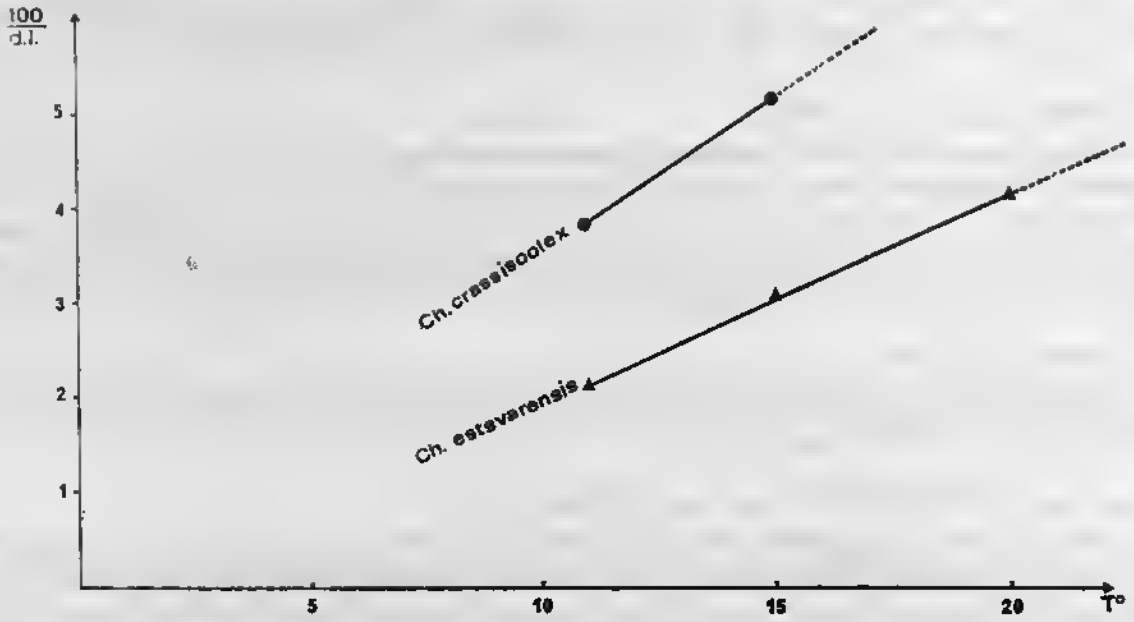


FIG. 6. — Comparaison de la variation de 100/d.l. (durée d'évolution en jours jusqu'au stade B) en fonction de la température des deux *Choanotaenia*.

B. — *Phénomène de quiescence.*

Lorsque l'hôte vecteur des deux espèces de *Choanotaenia* est soumis à des températures inférieures à l'intervalle que nous venons de définir, nous avons pu démontrer que l'évolution larvaire est bloquée. Cette absence d'évolution n'est cependant pas irréversible.

Le retour de la température à une valeur égale ou supérieure au seuil + 10° C permet en effet d'obtenir un départ ou une reprise du développement.

Nous examinerons successivement les deux phénomènes :
— absence d'évolution ;
— reprise d'évolution.

1. — Absence d'évolution.

Résultats expérimentaux.

a) *Infestation le 18.VIII.1972*

Trois *Arion* sont infestés avec des œufs de *Ch. estavarensis* et maintenus ensuite à + 5° C.

• *Dissection le 22.IX.1972 des 3* Arion *(soit 35 jours après)*

Aucun stade larvaire typique n'est rencontré chez les 3 Limaces au cours de la dissection. Par contre, l'examen microscopique des tissus pulmonaires révèle la présence de larves de très petite taille (80 μ de diamètre en moyenne) ayant conservé la morphologie d'un embryon hexacanthe.

b) *Infestation le 18.VIII.1972*

Sept *Arion* sont infestés avec des œufs de *Ch. estavarensis* et maintenus ensuite à + 9° C ± 0,5°.

Source : MNHN, Paris

• *Dissection le 22.IX.1972 des 7* Arion *(soit 35 jours après)*

A l'autopsie, les tissus pulmonaires et rénaux ne nous livrent pas de cysticercoïdes en voie d'évolution. Comme pour l'expérience précédente, une observation microscopique permet néanmoins de retrouver, dans le tissu pulmonaire, des formes de petite taille, très proches morphologiquement d'un embryon hexacanthe.

c) *Infestation le 17.VIII.1972*

10 *Arion* sont infestés avec des œufs de *Ch. estavarensis* et maintenus jusqu'au 19.IX.1972 (soit pendant 32 jours) à la température de + 15° C.

La dissection le 19.IX.1972 de la moitié du lot permet de vérifier que l'évolution de la larve s'est poursuivie normalement jusqu'au stade B. La deuxième moitié du lot (soit 5 Limaces) est placée à la température de + 5° C pendant 25 jours.

• *Dissection le 14.X.1972 (soit 57 jours après)*

Les cinq Limaces nous livrent au total 166 larves, dont 30 % ne sont pas encore invaginées (stade B) : chez le restant des larves, l'évolution s'est seulement traduite par un mouvement d'invagination, mais leurs tissus ont gardé des caractères morphologiques et histologiques d'un stade à 32 jours.

Interprétation.

Les résultats des infestations a et b dénotent que le développement larvaire n'a pas eu lieu aux températures de + 5° C et + 9° C. Diverses expériences d'infestation faites à des températures différentes mais cependant toujours inférieures à + 10° C, aussi bien à partir d'œufs de *Ch. estavarensis* que de *Ch. crassiscolex*, ne nous ont jamais permis de mettre en évidence le moindre commencement d'organogenèse larvaire chez les deux espèces. La valeur de température + 10° C est donc d'une manière impérative une valeur seuil pour l'évolution larvaire, en deçà de laquelle le développement ne peut démarrer. Après l'infestation, l'évolution de l'embryon hexacanthe se traduit seulement par une très légère augmentation de taille.

L'expérience c révèle que l'effet des basses températures s'exerce aussi sur des larves ayant déjà commencé leur développement : dans ce cas précis, le blocage a eu lieu au stade B. Nous avons pu démontrer que l'arrêt de l'évolution larvaire des deux *Choanotaenia* sous l'effet des basses températures peut avoir lieu à tous les stades de la morphogenèse.

2. — Reprise de l'évolution.

Résultats expérimentaux.

• *Infestation le 6.XI.1971*

Le protocole de cette expérience a été schématisé sur la figure 7.

6 *Arion* sont infestés avec un lot d'œufs de *Ch. estavarensis* et placés ensuite à + 5° C pendant 23 jours.

• *Dissection le 29.XI.1971 de 3* Arion *(soit 23 jours après l'infestation)*

Nous ne trouvons à l'examen macroscopique aucune forme larvaire chez les 3 Limaces.

Les 3 *Arion* non disséqués sont soumis à partir de cette date à une température de + 11° C.

• *Dissection le 1.I.1972 de 2* Arion *(soit 55 jours après l'infestation)*

La dissection de deux *Arion* gardés depuis 32 jours à + 11° C révèle la présence au total de 74 larves au stade A et de 3 larves au stade B.

Source : MNHN, Paris

• *Dissection le 18.VII.1972 du dernier* Arion *(soit environ 8 mois après l'infestation)*

Ce dernier *Arion*, maintenu depuis le 29.XI.1971 à la température de + 11° C, nous livre 21 cysticercoïdes au stade D parfaitement vivants.

Interprétation.

Cette expérience permet de conclure à l'existence d'un authentique phénomène de quiescence de la larve à l'intérieur du corps de la Limace, lorsque la température est inférieure à l'intervalle de développement possible. Nous avons pu démontrer que la larve peut entrer en état de quiescence à tous les stades de son évolution si la température s'abaisse au-dessous de + 10° C. Une élévation de la température au-dessus de cette valeur seuil s'accompagne dans tous les cas d'une reprise du développement larvaire.

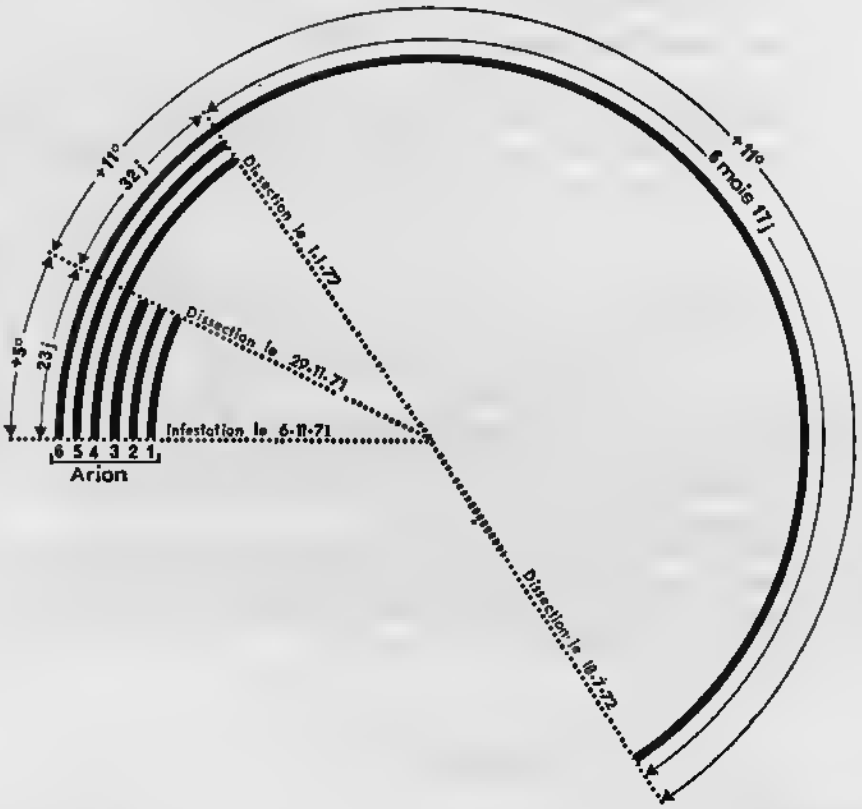


Fig. 7. — Représentation schématique du protocole expérimental suivi pour démontrer la reprise de l'évolution des larves de *Choanotaenia* en état de quiescence, lorsque la température s'élève au-dessus de + 10° C.

Si l'effet inhibiteur de la température s'exerce au moment de l'infestation, l'embryon hexacanthe gagne son microbiotope et y reste parfaitement vivant, après avoir subi une légère augmentation de taille. Cet état de quiescence peut se prolonger pendant plusieurs mois. L'observation microscopique de lambeaux d'épithélium pulmonaire de Limaces infestées depuis trois mois et maintenues à + 5° C permet de retrouver, après ce laps de temps, des larves de 70 à 100 μ de diamètre, morphologiquement très proches d'un embryon hexacanthe (Pl. 8 A). *L'existence d'états de quiescence en réponse à des variations des facteurs de milieu ne semble pas avoir été signalée jusqu'ici chez les Plathelminthes.*

Source : MNHN, Paris

VI. — Compétition chez le vecteur.

Au cours des infestations massives d'*Arion*, aussi bien expérimentales que naturelles, avec des cysticercoïdes soit de *Ch. crassiscolex* soit de *Ch. estavarensis*, nous avons constaté que toutes les larves rencontrées ne se trouvaient pas rigoureusement au même stade de développement. Dans ces cas d'hyperinfestation, les larves présentes sur le tissu pulmo-rénal évoluent côte à côte et leur croissance se trouve fortement ralentie.

Au demeurant, dans ces cas précis, des cysticercoïdes se rencontrent aussi dans la cavité générale, contre le tube digestif, et dans le tissu hépatique. Ces localisations digestives et hépatiques ne s'observent que lorsque le nombre de cysticercoïdes présents dans le microbiotope habituel dépasse une trentaine chez des *Arion* adultes (largeur du bouclier 20 mm).

Tout se passe donc comme si « *un phénomène de compétition* » entre les cysticercoïdes en voie de développement s'exerçait dans les cas d'hyperinfestation. Dans ces conditions, il est logique d'envisager que cette compétition sera d'autant plus importante que la place offerte aux larves sera réduite. Elle s'observe donc plus fréquemment chez les jeunes Limaces, car la surface de l'épithélium pulmonaire et rénal évolue très fortement au cours de la croissance (la largeur du plafond pulmonaire varie de 8 à 10 mm chez un *Arion* de 1 mois à 20 — 25 mm chez un *Arion* adulte).

• *Infestation le 6.X.1971*

Un lot de 5 *Arion* adultes et un lot de 5 *Arion* juvéniles, nés le 17.IX.1971, sont infestés séparément avec chacun environ 150 œufs de *Ch. estavarensis*. Les *Arion* sont maintenus à la température de + 15° C.

• *Dissection le 10.XII.1971 de 3* Arion *adultes et de 3* Arion *juvéniles.*

Nous trouvons chez les 3 *Arion* adultes au total 52 cysticercoïdes tous au stade B.

Par contre, les 3 Limaces juvéniles nous livrent au total 32 cysticercoïdes au stade A, et 8 cysticercoïdes au stade B. Chez seulement 1/4 des larves, le développement s'est poursuivi normalement. Chez le reste, l'évolution est fortement ralentie.

• *Dissection le 3.I.1972 de 2* Arion *adultes et de 2* Arion *juvéniles*

62 cysticercoïdes au stade D sont rencontrés chez les 2 *Arion* adultes.

Nous trouvons chez les 2 *Arion* juvéniles 68 cysticercoïdes au stade B, en voie d'invagination. La croissance du cysticercoïde chez les hôtes juvéniles se poursuit donc normalement, mais de façon ralentie.

Plusieurs expériences de contamination d'*Arion* juvéniles nous ont permis de confirmer les résultats précédents : la durée d'évolution de la larve peut être deux fois plus importante lorsque l'espace vital lui est limité, par suite de l'intensité de l'infestation Suivant les cas, on observe ou non une croissance disharmonique chez les larves d'un même lot infestant.

Chez *Agriolimax reticulatus*, nous avons noté que le développement ne s'effectue de manière normale (sans ralentissement) que lorsque le nombre de larves présentes chez l'hôte est faible (une quinzaine pour un individu adulte). Lorsque le nombre de cysticercoïdes infestants est supérieur à une quinzaine, la durée de la morphogenèse de la larve devient plus longue. Nous pensons que la cause de ce ralentissement est aussi liée à l'existence d'une « compétition », au sein du microbiotope, entre les larves en cours de développement. Les *Agriolimax* étant en effet des Limaces de petite taille, l'espace disponible pour les cysticercoïdes y est beaucoup plus réduit que chez les *Arion*.

Source . MNHN, Paris

Chapitre deuxième

ÉCOLOGIE DES CYCLES

Les principaux processus et adaptations qui rendent possible le passage des Helminthes dans les milieux successifs occupés par le parasite au cours de son cycle ont été analysés par Combes (1968).

D'une manière générale, les facteurs écologiques qui jouent un rôle prépondérant dans le cycle des Cestodes Cyclophyllides ne diffèrent pas de ceux qui ont été définis pour les Trématodes.

Dans le cas précis des *Choanotaenia*, notre étude expérimentale ayant démontré la nature des hôtes possibles, il convenait de déterminer les hôtes habituels, d'analyser ensuite l'écologie de ces derniers et d'étudier enfin les facteurs qui conditionnent la circulation et le développement du parasite chez les hôtes.

I. — Nature des hôtes habituels.

Nos recherches expérimentales ont montré que les deux espèces de Cestodes que nous étudions sont à l'état adulte étroitement spécifiques de deux genres de Vertébrés distincts :
Ch. crassiscolex est spécifique du genre *Sorex* (2 espèces : *Sorex araneus* et *S. minutus*) ;
Ch. estavarensis est spécifique du genre *Neomys* (1 espèce unique : *Neomys fodiens*).

Toutes les statistiques réalisées dans notre région ont confirmé ce résultat. Il est donc clair que l'impossibilité pour chacune des espèces de *Choanotaenia* de se développer chez l'hôte de la deuxième espèce relève d'une barrière vraisemblablement biochimique.

En ce qui concerne les vecteurs, nous avons au contraire démontré expérimentalement que les deux *Choanotaenia* se développent indifféremment chez deux espèces de Limacidés : *Arion lusitanicus* et *Agriolimax reticulatus*. Or, dans la nature, la larve des deux *Choanotaenia* a été exclusivement rencontrée chez *Arion lusitanicus*.

Malgré le nombre très important d'*A. reticulatus* disséqués, nous n'avons jamais observé, chez cette espèce, de cysticercoïdes ni de *Ch. estavarensis*, ni de *Ch. crassiscolex*. Il convient de souligner que les *A. reticulatus* étudiés ont été prélevés dans les stations mêmes où les *Arion* sont parasités. Au surplus, les nombreux prélèvements de Limaces effectués dans les biotopes nous ont montré que les deux espèces *A. lusitanicus* et *A. reticulatus* cohabitent pendant la journée à la surface du sol, sous le tapis végétal.

Seule l'existence d'un comportement différent des deux Limaces pouvait rendre compte de l'absence d'infestation chez *A. reticulatus*. Les observations sur la distribution spatiale des Mollusques pendant la nuit nous permettent de confirmer cette hypothèse : en effet, alors que presque tous les individus d'*A. lusitanicus* s'observent au cours de la nuit à la surface du sol ou très près de celle-ci, pratiquement tous les *A. reticulatus* se montrent sur les organes végétatifs (feuilles surtout) des plantes. L'occupation par les deux Limaces de strates spatiales différentes au moment de leur période d'activité suggérait que les deux espèces ne présentent pas les mêmes besoins alimentaires. Ce fait fut confirmé par l'expérience suivante :

Nous avons récolté 20 *A. lusitanicus* et 20 *A. reticulatus* dans chacune des stations 8 et 11 à des heures différentes de la journée. Les Limaces sont disséquées immédiatement après leur récolte et la nature de leur contenu digestif analysée. Nous avons observé en gros dans le bol alimentaire soit des éléments détritivores renfermant des grains de sable, soit des éléments végétaux (fragments de limbe) ; le bol peut aussi comprendre un mélange des deux. La présence ou l'absence de grains de sable, notée pour chaque individu, constitue à l'évidence un caractère permettant une discrimination aisée des régimes alimentaires des deux Limaces.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 2.

	Présence d'éléments minéraux		Absence d'éléments minéraux	
	Arion lusitanicus	*Agriolimax reticulatus*	*Arion lusitanicus*	*Agriolimax reticulatus*
Station 8 11.X.1973 — 9 h	8	0	2	10
Station 8 11.X.1973 — 23 h	9	0	1	10
Station 11 12.X.1973 — 14 h	10	1	1	9
Station 11 12.X.1973 — 21 h	9	0	0	10
TOTAL	36	1	4	39

Le tableau 2 démontre de façon nette que les besoins alimentaires des deux espèces sont absolument différents. Les *Arion* ont un régime détritivore attesté par la présence presque constante de grains de sable et de terre dans leur tube digestif : l'observation fréquente de cette espèce sur les excréments divers (animaux et humains) prouve que celle-ci est aussi très coprophage. Les *Agriolimax*, par contre, se nourrissent préférentiellement d'éléments végétaux frais (1 seul *Agriolimax* sur 40 disséqués renferme des éléments minéraux dans son tube digestif). Les *Agriolimax*, en consommant exclusivement les organes végétatifs et surtout les feuilles des végétaux du biotope, voient leurs possibilités d'infestation par les œufs de *Choanotaenia* disséminés sur la terre devenir accidentelles.

Le comportement trophique de l'hôte joue dans ce cas précis un rôle capital dans le processus de sélection de l'hôte habituel parmi les hôtes possibles. On notera que le parasite n'intervient nullement dans ce processus. En effet, l'unique forme libre du cycle des *Choanotaenia*, représentée par l'embryon hexacanthe enfermé dans l'œuf, est immobile. Il en résulte que le passage de ce stade libre dans le milieu hôte intermédiaire est sous la dépendance absolue du comportement de cet hôte.

Le système hôtes possibles — hôtes habituels impliqués dans le cycle des *Choanotaenia* d'Insectivores pyrénéens est résumé dans le tableau 3.

TABLEAU 3.

Espèces	Vertébrés (Spécificité phylogénétique)	Mollusques	
		Possibles	Habituels (Spécificité éthologique)
Ch. crassiscolex	*Sorex*	*Arion*	*Arion*
Ch. estavarensis	*Neomys*	*Agriolimax*	

Ce tableau fait nettement ressortir l'existence d'une spécificité très étroite des deux espèces à chacun des stades de leur cycle.

Dans le cas de *Ch. crassiscolex*, espèce connue de la plupart des pays d'Europe, les problèmes relatifs à la spécificité apparaissent très complexes. En effet, celle-ci a été trouvée dans ces pays à l'état adulte à la fois chez les *Sorex*, *Crocidura* et *Neomys*, et à l'état larvaire chez de nombreuses espèces de Pulmonés appartenant à des familles différentes (*Helicidae*, *Zonitidae*, *Vitrinidae*, *Succineidae*, *Clausiliidae*). Parmi l'ensemble des espèces de vecteurs signalées, une au moins habite notre région, *Succinea putris*. Néanmoins, nous avons signalé plus haut que ce Mollusque s'était montré réfractaire au cours des infestations expérimentales.

Source : MNHN, Paris

En face de ces observations, la question se pose de savoir si *Ch. crassiscolex* des Pyrénées ne représente pas une forme vicariante, aux faibles potentialités adaptatives, puisqu'elle présente une spécificité stricte, à la fois vis-à-vis de l'hôte intermédiaire et de l'hôte définitif.

II. — Écologie des hôtes habituels.

Nous entendons par écologie des hôtes à la fois la dynamique des populations des hôtes sur un cycle annuel et les facteurs qui conditionnent leur répartition.

A. — *Hôte définitif.*

En ce qui concerne les Musaraignes, nous n'avons pas d'observation particulière à ajouter aux données acquises sur le cycle biologique (reproduction à la fin du Printemps, durée de vie 18 mois) : quant à leur habitat, il est également conforme au cas général ; dans les Pyrénées, *N. fodiens* a été capturée essentiellement le long des cours d'eau, *S. araneus* et *S. minutus* se trouvent dans les milieux humides, y compris dans les biotopes à *N. fodiens*, mais ne sont pas inféodées à la présence de l'eau courante.

B. — *Hôte intermédiaire.*

En ce qui concerne l'hôte intermédiaire habituel, *A. lusitanicus*, nous apportons par contre des observations sur l'écologie particulière de ce Mollusque dans notre région.

1. — Dynamique de la population d'*Arion lusitanicus*.

Plusieurs travaux ont été faits en France sur la biologie des Arionidés. Parmi les principaux nous pouvons citer ceux d'Abeloos (1944), Stern (1970) et Chevalier (1974). Seules les recherches de Chevalier font mention d'une étude du cycle biologique de l'espèce dans les conditions naturelles. D'après cet auteur, *Arion lusitanicus* a, dans la région parisienne, un cycle normalement annuel : éclosion des œufs en Novembre, croissance juvénile au Printemps, stade adulte et reproduction en Été, ponte le plus souvent en octobre et mort du géniteur en général peu de temps après.

Cependant, cet auteur montre aussi que la biologie de cette Limace peut varier notablement en fonction des caractéristiques de chaque biotope (latitude, microclimat, végétation...). Eu égard aux rigueurs hivernales sévissant dans nos biotopes d'altitude pyrénéens, il fallait s'attendre à ce que le cycle biologique d'*A. lusitanicus* présente des modalités différentes de celles observées dans la région parisienne.

L'étude de la biologie de ce Pulmoné a été faite par l'analyse des variations mensuelles des classes de taille d'une population provenant d'un même biotope. La difficulté rencontrée pour mesurer la longueur totale des Limaces par suite de leur plus ou moins grande contraction, nous a imposé de rechercher une mensuration moins sujette à variations et qui augmente proportionnellement avec l'âge du Mollusque. La largeur maximale du bouclier de la Limace en état de contraction s'est révélée être un très bon caractère pour l'étude de la croissance des *Arion*.

Cette étude a été menée dans plusieurs stations pendant deux années successives, en 1971 et 1972. Au cours des prélèvements mensuels, 50 Limaces étaient mesurées dans chacune des stations. La figure 8 résume les résultats de l'étude du cycle biologique faite au niveau de la station 11. Dans un souci de simplification, nous avons attribué à chaque classe un numéro selon la distribution suivante :

2 — 3 et 4 mm : classe 1
5 — 6 et 7 mm : classe 2
8 — 9 et 10 mm : classe 3

Source : MNHN, Paris

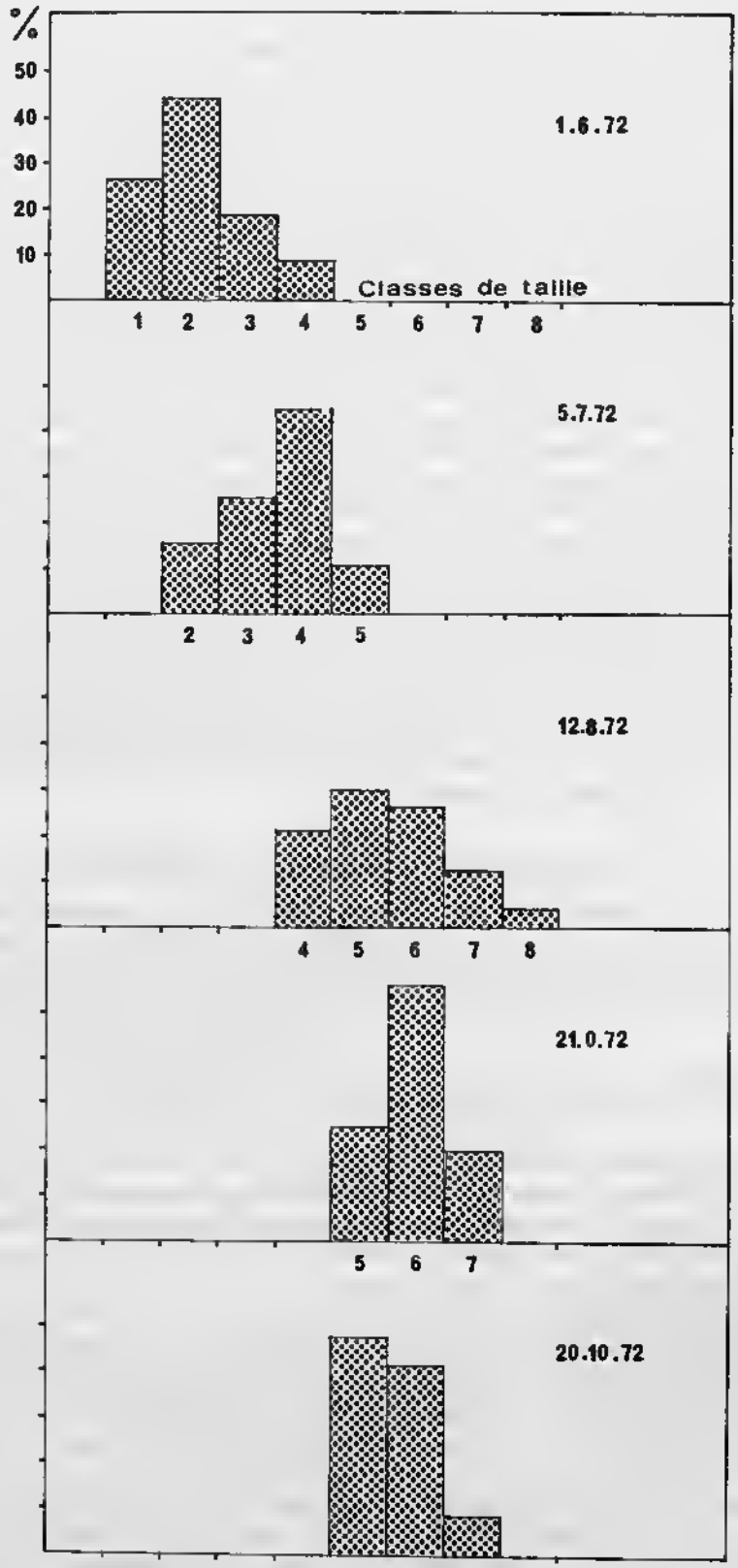


FIG. 8. — Évolution de la population de *Arion lusitanicus*, au cours d'une année, à la station 11.

Source : MNHN, Paris

11 — 12 et 13 mm : classe 4
14 — 15 et 16 mm : classe 5
17 — 18 et 19 mm : classe 6
20 — 21 et 22 mm : classe 7
23 — 24 et 25 mm : classe 8.

L'analyse des histogrammes montre en premier lieu que le cycle biologique de l'espèce est annuel (univoltin) : il se déroule pratiquement en 6 mois. Les œufs, pondus au mois d'octobre, n'éclosent qu'au Printemps (mai généralement). On n'observe pas sur les histogrammes l'équivalent de la croissance juvénile de Printemps signalée dans la région de Paris. Après l'éclosion, à la fin du Printemps, les jeunes commencent immédiatement leur croissance qui se continuera jusqu'à la période de reproduction se situant fin septembre. Les mensurations faites au mois d'octobre révèlent l'existence d'une diminution sensible de taille chez une partie de la population : cette particularité, déjà signalée par les auteurs, correspond à la perte de poids qui accompagne la période de sénilité précédant la mort.

Cette étude, associée à celles faites dans plusieurs autres stations au cours des années 1971 et 1972, permet de donner les caractères les plus saillants de la biologie de *A. lusitanicus* dans notre région :
— le cycle biologique de l'espèce dure 6 mois : il débute au Printemps et s'achève fin octobre ;
— l'espèce passe toute la mauvaise saison (de novembre à mai) sous la forme d'œuf.

Cependant, les conditions particulières de certaines stations (microclimat, éléments nutritifs) peuvent être responsables de légères variations de la durée du cycle. En effet, il arrive quelquefois de rencontrer, dès le début de la belle saison, un très petit nombre d'individus de taille nettement plus importante (classe 5 ou 6) que le reste de la population. Il s'agit de spécimens qui, n'ayant pu atteindre le stade adulte en Automne, reprennent leur croissance au Printemps en même temps que les nouveaux nés. Ces individus, s'ils ne jouent pas sur le plan quantitatif un rôle très important dans l'épidémiologie, permettent néanmoins, comme nous le découvrirons, de corroborer certains aspects de la dynamique de la population parasitaire.

2. — Caractéristiques des biotopes à *Arion lusitanicus*.

Dans la partie orientale des Pyrénées, *A. lusitanicus*, bien que présente au-dessus de 1 600 m d'altitude, ne forme dans la zone forestière et supraforestière que des populations de faible importance : on y observe très rarement des groupes de plus de 4 à 5 individus. Les peuplements très denses de cette Limace n'ont été recensés qu'au-dessous de 1 600 m, dans les parties basses du plateau Cerdan.

L'étude faunistique des nombreuses stations de Basse Cerdagne que nous avons prospectées nous a permis de vérifier qu'*Arion lusitanicus* se localise préférentiellement dans deux types principaux de biotopes :

— d'une part, les stations constituées par de petits bosquets d'Aunes (Pl. 9 B). Ces biotopes, peu fréquents en Basse Cerdagne, ne sont jamais très étendus : ils occupent en moyenne des surfaces de l'ordre de 500 à 1 000 m². Ces bosquets ne poussent que sur des terrains très humides : dans la plupart des cas, le sous-bois est colonisé par des plantes hygrophyles : *Caltha palustris*, *Cardamine latifolia* (endémique pyrénéo-alpine) et *Spiraea ulmaria* ;

— d'autre part, les bords des rivières ou des canaux d'irrigation (Pl. 9 A), à la condition que leurs berges soient ombragées. L'arbre le plus fréquemment rencontré le long des cours d'eau de Cerdagne est aussi l'Aune, dont les racines sont très souvent en contact avec l'eau. En ce qui concerne les canaux d'irrigation, seule la partie amont bordant la rivière présente un couvert végétal dense : au niveau des prairies, aucun arbuste ne subsiste le long des bords des canaux et la population d'*Arion* n'est plus présente à ce niveau.

Ces deux types de stations présentent deux caractères communs très nets :

— la température enregistrée au niveau du sol au cours des maxima estivaux (au mois d'août à 16 h) ne dépasse jamais + 15° C. Cette observation a été vérifiée pendant plusieurs années et dans différentes stations ;

Source : MNHN, Paris

— l'humidité relative y est particulièrement élevée pendant tout le nycthémère.

Une étude succincte des variations de ce dernier facteur pouvait faire croire qu'il est exclusivement en relation avec le caractère très ombragé de ces stations. Nous avons pu néanmoins vérifier que le pourcentage d'humidité relative de beaucoup de biotopes ombragés (bois, versants « à l'ombrée » de certaines vallées) n'atteignait jamais des valeurs aussi élevées que celles notées dans les stations citées. Au demeurant, les enregistrements du pourcentage d'H. R. effectués sous abri en Basse Cerdagne font toujours apparaître des minima très bas, au moment des maxima circadiens de température (fig. 9 et 10).

La comparaison des diverses stations au niveau desquelles nous avons noté un taux d'H. R. très élevé montre que toutes présentent en permanence un sol mouillé. Cette humidité est entretenue par différents processus parmi lesquels les pertes d'eau provenant des canaux d'irrigation. Au niveau des berges des rivières et des canaux d'arrosage, cette humidification s'observe de façon permanente sur une largeur variant de 50 à 100 cm de part et d'autre du niveau de l'eau.

C'est en définitive l'existence d'un état permanent d'humidité du sol des deux types de biotopes, associée à leur caractère très ombragé, qui déterminent les pourcentages d'H. R. élevés notés pendant toute la journée.

Nous nous sommes attaché à préciser les valeurs et les variations de ce facteur humidité relative dans plusieurs stations à *Arion*. Les enregistrements du pourcentage d'H. R. ont été faits en plaçant l'élément sensible de l'analyseur au niveau de la surface du sol, strate où s'observent les Limaces. Au cours des études comparées des taux d'humidité dans les différents biotopes, nous n'avons retenu que les valeurs enregistrées pendant les journées ensoleillées estivales, dans le but d'éviter l'incidence éventuelle de l'H. R. atmosphérique sur les tracés. Les figures 18, 19 et 20 traduisent les enregistrements de l'H. R. et de la température réalisés conjointement dans le biotope à Limaces et sous abri.

a) La figure 9 concerne la station 11 (bosquet) en août 1972. L'enregistrement montre que le taux de saturation en humidité est très élevé puisqu'il ne descend pas au-dessous de 90 %. La comparaison avec la courbe d'H. R. obtenue sous abri le même jour souligne l'importance de cette saturation.

Tous les enregistrements effectués dans les biotopes qui abritent une population importante d'*Arion* nous ont fourni des courbes d'H. R. totalement superposables à celle que nous avons figurée. Nous n'avons jamais noté sur nos courbes de minima circadiens inférieurs à 80 % d'H. R. pendant les mois d'Été, période de l'année au cours de laquelle l'H. R. atmosphérique est la plus basse.

b) La figure 10 concerne la même station 11 en septembre 1973. Elle confirme l'observation précédente : la courbe laisse apparaître l'existence d'une saturation très importante en humidité (pourcentage d'H. R. toujours supérieur à 80 %).

Ces « stations bosquets » peuvent ainsi parfaitement être caractérisées par la courbe de l'H. R. au niveau du sol. Nous n'avons jamais en effet obtenu, dans d'autres types de stations, de courbes d'H. R. présentant les caractéristiques que nous venons de définir.

c) La figure 11 concerne la station 4 (bord de rivière) en septembre 1973. L'enregistrement est sensiblement différent : les variations de l'H. R. au cours du cycle circadien sont notamment plus importantes. De ce fait, les courbes de l'H. R. au niveau du sol et sous abri sont moins écartées que précédemment. L'humidité du sol n'est plus dans ces stations suffisamment importante pour exercer un effet tampon sur les variations de l'H. R. atmosphérique. La courbe obtenue peut être interprétée comme l'intégration à la fois des variations d'H. R. du sol et de l'atmosphère : l'effet de l'humidité atmosphérique se traduit par une diminution du niveau moyen du pourcentage d'H. R. au niveau du sol ; le mode reste cependant important puisqu'il avoisine 70 %. Il en résulte que la saturation en humidité à la surface du sol demeure encore très élevée, les minima circadiens ne descendant pas au-dessous de 60 % d'humidité relative.

Toutes les courbes d'H. R. obtenues au niveau des berges ombragées des cours d'eau (torrents ou canaux) traduisent des résultats similaires. Nous avons pu vérifier, comme dans le cas des « stations bosquets », que les caractéristiques de ce paramètre ne subissaient que de légères variations même au cours des mois d'Été. Son amplitude et son mode sont aussi sensiblement les mêmes d'une année à l'autre.

Source . MNHN, Paris

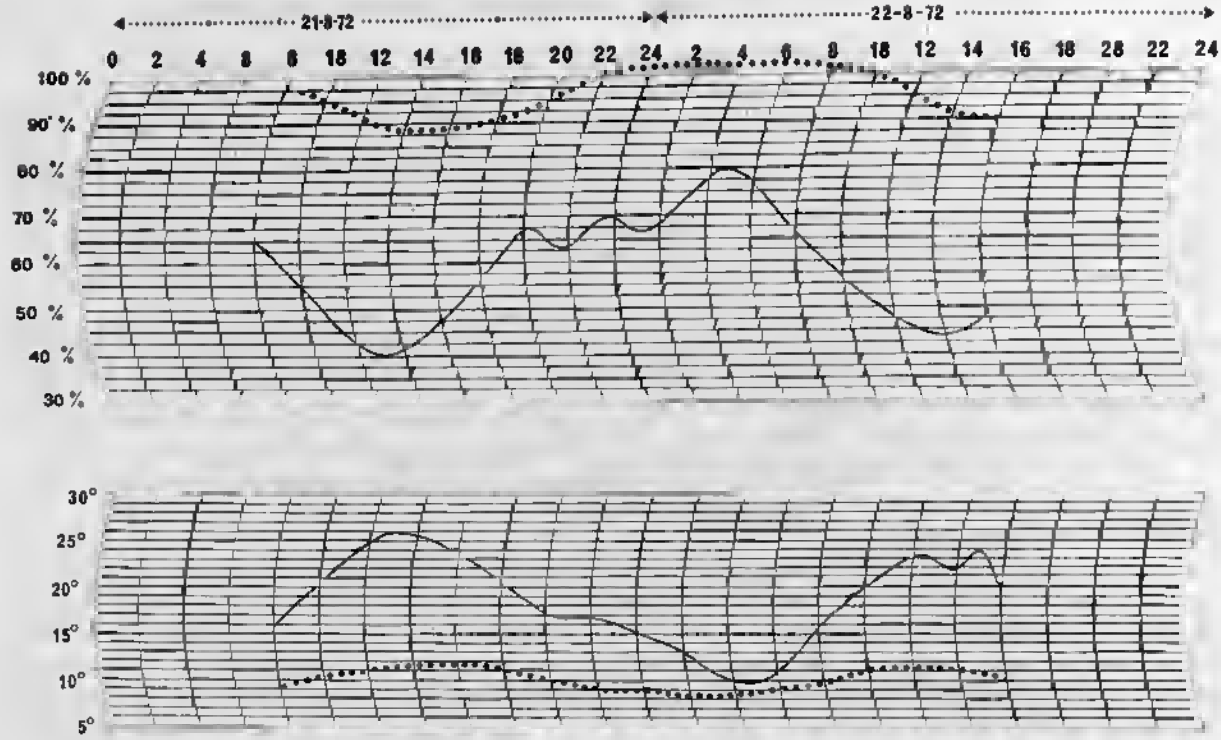


FIG. 9. — Variations nycthémérales de l'humidité relative et de la température au niveau du sol des stations « type bosquet » (station 11), et sous abri.

..... Enregistrement au niveau du sol ;

——— Enregistrement sous abri.

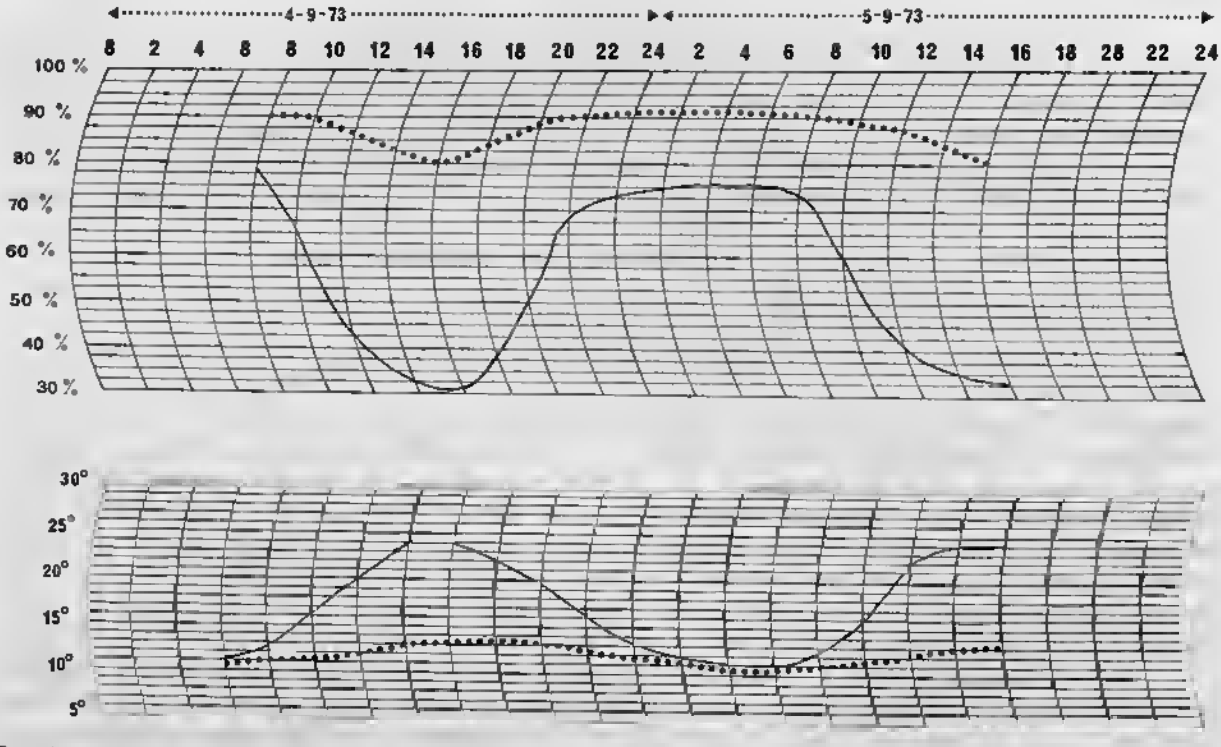


FIG. 18. — Variations nycthémérales de l'humidité relative et de la température au niveau du sol des stations « type bosquet » (station 11), et sous abri.

..... Enregistrement au niveau du sol ;

——— Enregistrement sous abri.

Source : MNHN, Paris

La courbe des variations nycthémèrales de l'H. R. peut donc permettre de caractériser de façon très précise les deux types de stations.

Seuls les enregistrements d'H. R. effectués dans les deux types de stations définis ci-dessus montrent des courbes s'inscrivant pendant le cycle nyctémèral dans la fourchette 60 — 100 % d'H. R.

Les études d'H. R. faites dans les biotopes ombragés, mais au sol non humidifié (certains versants de vallées à l'ombrée), ont toujours montré des variations circadiennes importantes du taux de saturation, allant de 30 à 40 % au moment des minima à 70 — 80 % au moment des maxima. Les courbes obtenues au niveau de ces stations sont absolument similaires aux courbes réalisées sous abri des figures 10 et 11.

L'existence de différences dans les caractéristiques de la courbe d'H. R. des biotopes « type bosquet » et des biotopes « type berge des cours d'eau » nous a conduit à rechercher si ces différences se traduisaient par des variations d'ordre quantitatif de la population d'*Arion*. L'évaluation quantitative de la population d'*Arion* fut faite dans tous les cas pendant la nuit, par comptage du nombre

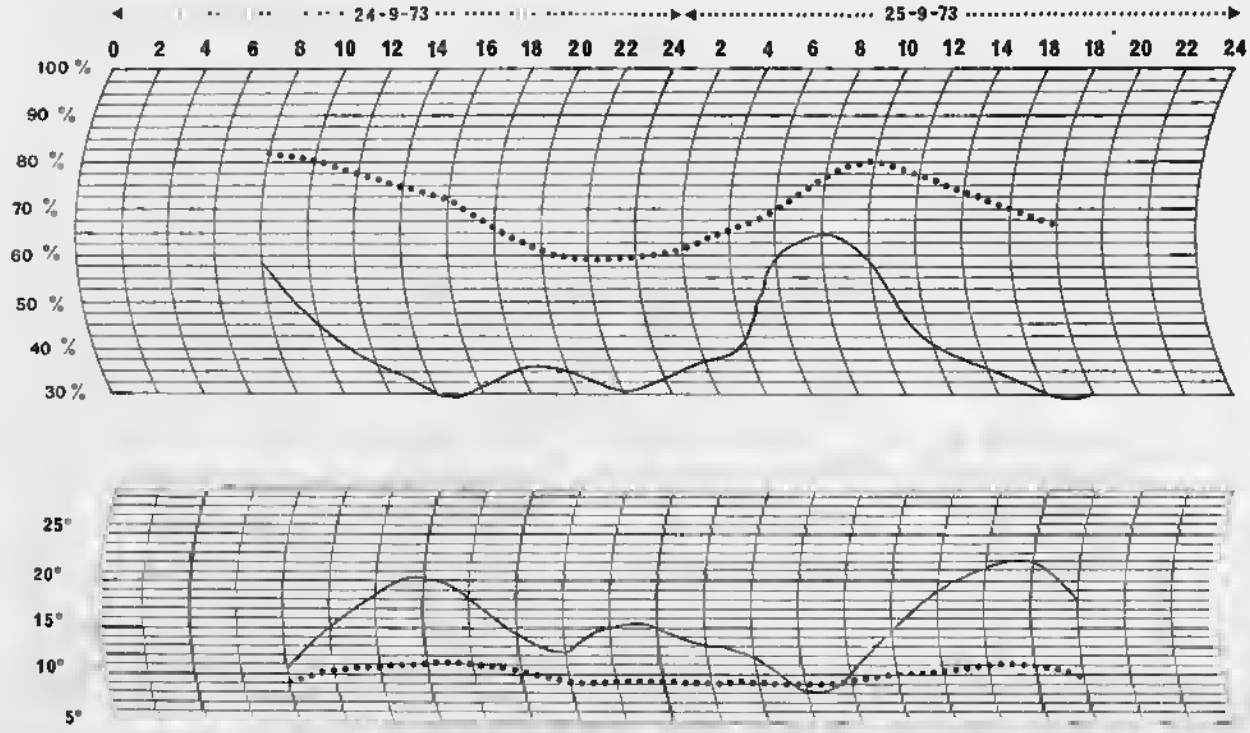


Fig. 11. — Variations nycthémérales de l'humidité relative et de la température au niveau du sol des stations « type bord de rivière » (station 4), et sous abri.

..... Enregistrement au niveau du sol ;
——— Enregistrement sous abri.

d'individus au m². Dans chaque station, les *Arion* sont comptés dans 20 quadrats de 1 m², choisis au hasard.

Nous présentons les résultats de cette étude dans le tableau 4. Nous avons choisi la station 11 comme type de station « bosquet » et la station 4 comme type de station « berge de cours d'eau ». Au niveau de la station 4, la rivière est bordée sur sa rive gauche par un petit bois d'Aunes et de Peupliers. Dans cette station, nous avons distingué deux biotopes au cours des comptages : le biotope berge lui-même, représenté par une bande de sol de part et d'autre du niveau d'eau, et le biotope bois. L'évaluation de la densité de la population a été faite le même jour, le 16.VII.1973, entre 21 h et 23 h,

Source : MNHN, Paris

dans les 3 biotopes. Nous avons effectué conjointement dans les 3 stations un enregistrement des variations circadiennes de l'H. R.

Ce tableau révèle l'existence d'une corrélation très nette entre l'allure de la courbe d'H. R. et la densité de la population des *Arion*. L'analyse des caractéristiques de cette corrélation a été réalisée dans diverses autres stations au cours des années 1971, 1972 et 1973. Tous les résultats obtenus s'accordent parfaitement avec ceux du tableau 4.

En conclusion, le taux d'humidité relative régnant au niveau du sol rend compte à lui seul de la présence ou de l'absence des *Arion* dans les stations étudiées. Nous avons pu vérifier que beaucoup de biotopes à *Arion* constituaient aussi d'excellentes stations à Musaraignes.

Il apparaît que les exigences écologiques du Vertébré et de l'Invertébré impliqués dans le cycle des *Choanotaenia* sont extrêmement voisines.

Une cartographie des milieux où règne, au niveau du sol, une H. R. ne s'abaissant pas au-dessous de 60 % rend compte à la fois de la distribution des Musaraignes, des *Arion* et des *Choanotaenia*.

TABLEAU 4.

	Station 11	Station 4	
	Biotope bosquet	Biotope berge	Biotope bois
Nombre d'*Arion* comptés sur chaque m²	3 . 2 . 2 . 3 . 6 . 4 . 4 . 5 . 1 . 3 . 2 . 4 . 2 . 3 . 2 . 3 . 4 . 4 . 5 . 2	1 . 2 . 0 . 3 . 2 . 1 . 1 . 0 . 1 . 2 . 1 . 3 . 0 . 1 . 2 . 1 . 1 . 0 . 1 . 0	0 . 1 . 0 . 0 . 0 . 1 . 0 . 0 . 0 . 1 . 0 . 0 . 0 . 0 . 0 . 0 0 . 0 . 0 . 0
Total sur 20 m²	64	23	3
Courbe d'H. R. pendant le nycthémère au niveau des 3 biotopes	0 h 24 h 24 h 100 % 50 % 0 %		

Cependant, comme nous l'avons souligné, les *Sorex* habitent préférentiellement en Cerdagne les petits bosquets d'Aunes ou de Peupliers, alors que la population de *Neomys* est presque exclusivement cantonnée aux berges ombragées des rivières ou des canaux d'irrigation.

Il en résulte que les *Arion* récoltés dans les bosquets sont parasités par *Ch. crassiscolex* alors que ceux trouvés le long des berges le sont surtout par *Ch. estavarensis*. On doit considérer que les premiers biotopes constituent les foyers essentiels de la parasitore à *Ch. crassiscolex* et les deuxièmes ceux de la parasitose à *Ch. estavarensis*. Il nous semble qu'il y a là un exemple très net où *la végétation permet d'emblée, par sa qualité d'intégrateur des conditions de milieu, de déterminer les contours des foyers d'une parasitose.*

Les deux paramètres, humidité relative et type de végétation, nous ont permis ainsi de cartographier avec précision les principaux foyers des deux parasitoses à *Choanotaenia* en Cerdagne (fig. 12).

Il ressort de l'observation de la carte que les deux parasitoses se distribuent essentiellement dans les parties basses de la région prospectée (Cerdagne) : la présence de Musaraignes infestées est exceptionnelle au-dessus de 1 600 m d'altitude. La particularité de cette répartition altitudinale est directement liée à la biologie du vecteur. En effet, nous avons indiqué que si *A. lusitanicus* peut être rencontrée au-dessus de 1 600 m d'altitude, cette espèce ne forme néanmoins en altitude que des populations de faible importance, peu propices à assurer le maintien de l'endémie parasitaire.

Source : MNHN, Paris

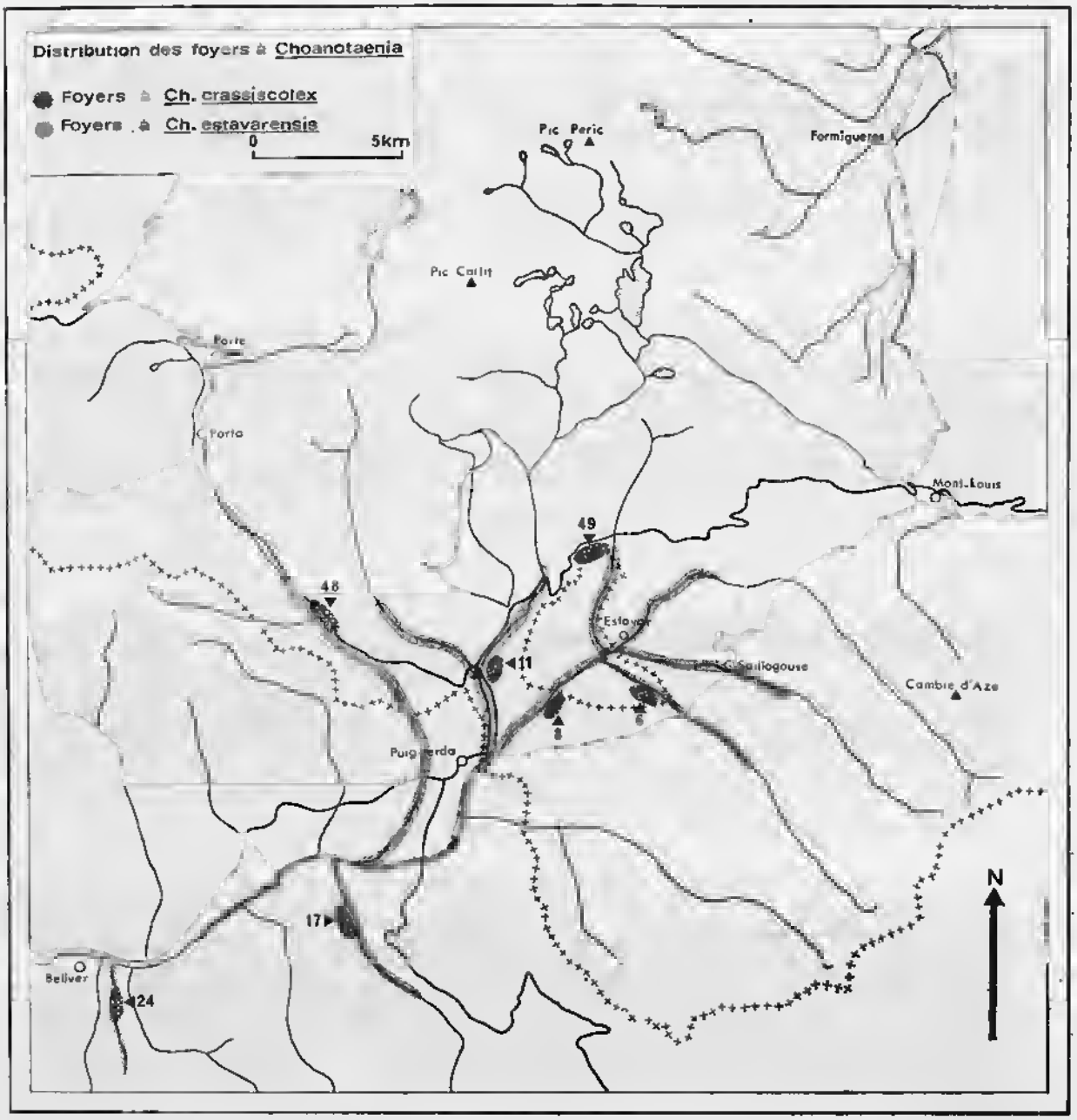


FIG. 12.

III. — DYNAMIQUE DE LA POPULATION PARASITAIRE AU COURS DU CYCLE ANNUEL.

A l'intérieur de chacun des foyers que notre étude écologique nous a permis de délimiter, la population parasitaire des deux espèces de Cyclophyllides montre une dynamique dans le temps très particulière. Nous avons pu suivre ses modalités pendant plusieurs années consécutives.

A. — *Choanotaenia crassiscolex.*

Les résultats de cette étude ont été obtenus au niveau de la station 11, que nous avons choisie parce que les *Sorex* et les *Arion* y sont particulièrement bien représentés, permettant ainsi un échantillonnage mensuel suffisamment important.

Source : MNHN, Paris

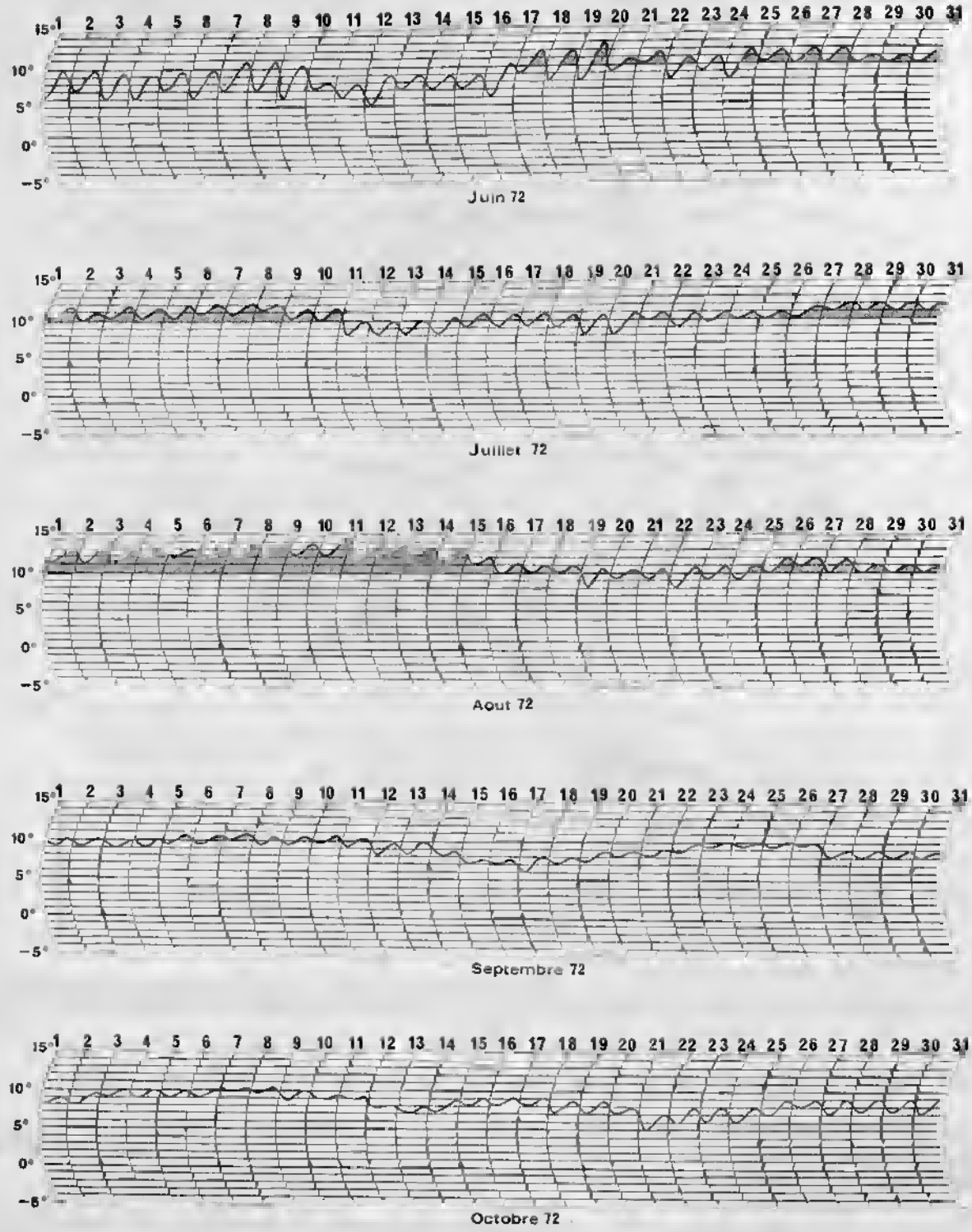


FIG. 13.

Source : MNHN, Paris

1. — Le parasite chez le vecteur.

Les recherches expérimentales sur l'évolution larvaire des deux *Choanotaenia* ont montré que celle-ci était fortement influencée par le facteur température. En considération des rigueurs hivernales sévissant dans notre région, il était logique de penser que ce facteur conditionnait l'ensemble du cycle parasitaire.

Nous avons reproduit sur la figure 13 la courbe de la température du sol à 10 cm de profondeur, enregistrée pendant plus d'une année au niveau de la station 11. Cet enregistrement révèle l'existence de caractères bien marqués :

— la courbe de température ne s'observe au-dessus de la ligne + 10° C que pendant 3 mois (15 juin — 15 septembre) ;

— le maximum estival reste bas (la courbe oscille le plus souvent entre + 11° et + 13° C, atteignant rarement + 15° C) ;

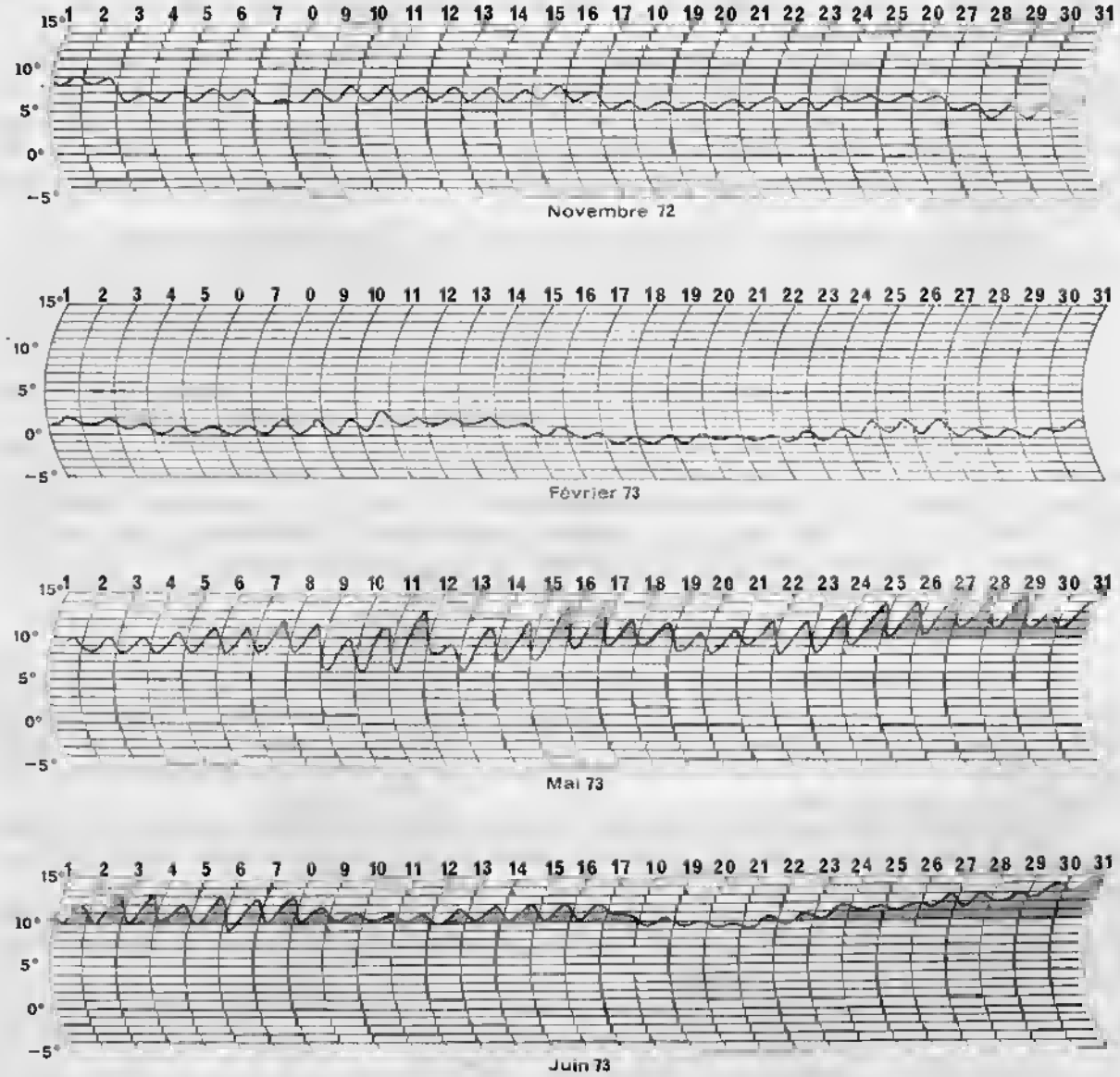


FIG. 13. — Variation de la température du sol au cours de l'année à la station 11. Le grisé permet de visualiser la période pendant laquelle la température est supérieure à la « limite thermique » de + 10° C.

Source : MNHN, Paris

— l'allure générale de l'enregistrement et ses particularités demeurent identiques d'une année à l'autre : seul peut s'observer un allongement ou un raccourcissement de la durée des maxima estivaux, en fonction des conditions météorologiques (par exemple, en 1973, la courbe de température a franchi la ligne + 10 °C dès la mi-mai).

Cette analyse montre que le développement du cysticercoïde ne peut en définitive avoir lieu que pendant une courte période, soit approximativement du 15 juin au 15 septembre. Pour l'année 1972, si l'on envisage le départ de l'évolution vers le 15 juin, et compte tenu des quelques arrêts du développement imposés par des températures inférieures à + 10° C (période du 11 au 21 juillet 1972), nous devions trouver, chez les Limaces disséquées fin juillet, des larves non encore invaginées, au stade A B et B. La dissection à cette période d'un lot d'*Arion* nous permit de confirmer cette évolution : 90 % des cysticercoïdes se trouvaient effectivement au stade B, 10 % seulement avaient terminé les mouvements d'invagination (fig. 14). Les larves infestantes (stade D) ne furent rencontrées qu'à partir du 10 août. Le graphique A de la figure 14 montre que le parasitisme des *Arion* va aller en augmentant pendant l'Été pour atteindre une valeur maximum à la fin de leur cycle vital, en octobre (4 500 larves chez 100 hôtes).

L'enquête épidémiologique, menée une année auparavant (en 1971) dans la même station (fig. 14), laisse voir que la parasitose des *Arion* s'était déclarée exactement à la même époque (90 % des larves rencontrées fin juillet se trouvaient aussi au stade B). Il apparaît donc que, du fait de la faible variation d'une année à l'autre des conditions thermiques moyennes (notamment de la température du sol), l'époque à laquelle s'observe la contamination du Mollusque — hôte sera sensiblement identique d'une année à l'autre.

L'étude de la dynamique du parasite chez le vecteur dans diverses stations (station 4 et 8 notamment) révèle que celle-ci offre des caractères tout à fait similaires à ceux que nous venons d'exposer.

L'analyse de la contamination des Limaces pendant les mois de juin et juillet indique, dans certains biotopes, la présence d'individus porteurs de cysticercoïdes au stade D. Ce parasitisme, lorsqu'il existe, est cependant très limité (il intéresse moins de 5 % des individus de la population). Les Limaces porteuses de larves infestantes sont toujours sans exception des individus appartenant à la classe de taille n° 5. Comme nous en avons fait état au paragraphe III, ces individus correspondent à des *Arion* nés au cours de l'année précédente et qui, n'ayant pu atteindre le stade adulte en Automne, ont passé l'Hiver en état de vie ralentie. Leur parasitose a donc été contractée durant l'Été précédent, ce qui explique que les cysticercoïdes hébergés soient au stade D. La présence de ces individus, si elle ne joue pas un rôle très important sur le plan quantitatif dans la transmission parasitaire, confirme cependant le schéma général de la dynamique du parasitisme du vecteur.

2. — Le parasite chez le Vertébré.

Le début de l'infestation des *Sorex* ne va avoir lieu que lorsque les *Arion* seront porteurs de cysticercoïdes infestants : le parasitisme chez l'hôte définitif va donc commencer à s'observer au mois d'août et augmenter corrélativement à celui de l'hôte vecteur (fig. 14). L'histogramme du parasitisme montre toutefois, qu'après la disparition de l'hôte vecteur (novembre), la Musaraigne continue à être infestée jusqu'au mois de mai.

La persistance de la parasitose chez l'hôte définitif, alors que le vecteur est absent des biotopes, est rendue possible grâce à la longévité de *Ch. crassiscolex* chez *Sorex*. Nous avons montré plus haut que cette longévité pouvait, dans les conditions de laboratoire, être de l'ordre de 5 mois.

L'impossibilité pour l'hôte définitif de s'infester à partir du mois de novembre (disparition de la quasi-totalité des Limaces) explique la baisse graduelle du niveau d'infestation jusqu'à la défaunation, qui aura lieu 6 mois après, en juin.

La figure 23 révèle que la dynamique de la parasitose pendant l'Été 1972 offre le même aspect qu'au cours de l'année précédente. Les phénomènes de transmission parasitaire présentent donc une remarquable stabilité d'une année à l'autre dans la station 11.

De même, l'enquête épidémiologique menée chez l'hôte définitif nous a permis de vérifier que les particularités dynamiques de la parasitose à *Ch. crassiscolex* restaient les mêmes d'une stationà l'autre.

Source : MNHN, Paris

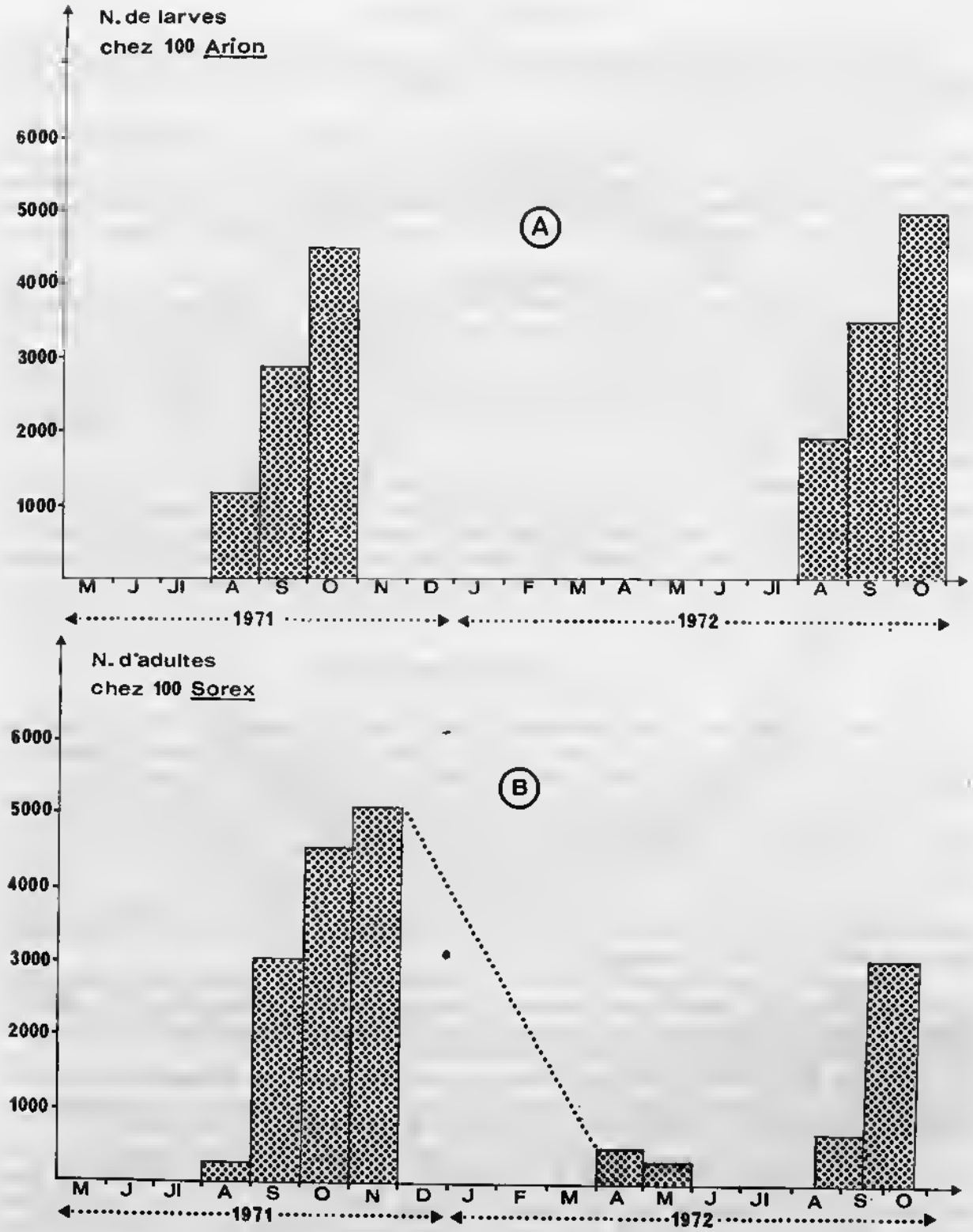


FIG. 14. — Parasitose à *Choanotaenia crassiscolex*. Variations comparées du parasitisme du vecteur (*A. lusitanicus*) et de l'hôte définitif (*S. araneus*) en fonction du temps. A : parasitisme des *Arion* — B : parasitisme des *Sorex*.

Source : MNHN, Paris

3. — L'alternance annuelle.

Nous avons synthétisé schématiquement dans la figure 15 les principaux traits de la dynamique annuelle de la population parasitaire de *Ch. crassiscolex* dans notre région. Ce cycle parasitaire montre deux caractères originaux :

— l'existence d'une durée différente des périodes de parasitose de l'hôte intermédiaire et de l'hôte définitif. Le parasitisme simultané des deux hôtes du cycle ne s'observe en définitive que pendant une courte durée (d'août à octobre). Les *Sorex* ne pourront par conséquent s'infester que pendant cette courte période. La longévité du Cestode assure néanmoins le maintien du parasitisme chez l'hôte définitif de novembre à mai, sans lequel l'infestation d'une nouvelle génération de Limaces ne pourrait avoir lieu ;

— la présence d'une discontinuité entre la fin de la période de parasitose des *Sorex* (mai) et le mois au cours duquel (août) les *Arion* commencent à être infestants. Le nouveau cycle d'infestation des Musaraignes par les *Arion* est rendu possible grâce au phénomène de quiescence des larves du parasite. Dès leur éclosion (le plus souvent en avril, mai), les jeunes *Arion* vont commencer à ingérer des œufs. Cette infestation se poursuivra au cours des mois de juin et de juillet à partir des œufs disséminés sur le sol. Pendant les trois premiers mois d'infestation (avril, mai, juin), les basses températures ne permettront pas à la larve d'évoluer : celle-ci va rester en état de quiescence jusqu'à ce que la température dépasse + 10° C.

Le cycle parasitaire est en définitive corrélé de façon très précise par la courbe de température annuelle. La figure 13 montre qu'en 1973, dès le 15 mai, les conditions de température rendaient possible le départ de l'évolution larvaire des embryons hexacanthes. La dissection, le 10 juillet, d'un lot de 10 Limaces de la station 11 permit effectivement de rencontrer chez celles-ci 45 cysticercoïdes aux stades A, A B et B (ce dernier stade n'étant apparu l'année précédente qu'à la fin juillet).

B. — *Choanotaenia estavarensis.*

L'étude comparée sur le plan quantitatif du parasitisme de l'hôte vecteur et de l'hôte définitif s'est révélée impossible. Les *Arion* sont en effet très disséminés le long des canaux d'irrigation et montrent de plus un taux de parasitisme beaucoup plus faible que dans le cas précédent.

La prévalence du parasitisme chez les *Arion* est le plus souvent de l'ordre de 3 à 5 %. Dans ces conditions, une étude de la dynamique de la population parasitaire chez l'hôte vecteur ne présentait pas de garantie suffisante sur le plan statistique pour être abordée. Comme nous le verrons, ce niveau très bas de parasitisme ne se retrouve cependant pas chez l'hôte définitif.

Des observations d'ordre qualitatif nous permettent d'affirmer que la dynamique de la population larvaire de *Ch. estavarensis* au cours du cycle annuel est absolument identique à celle mise en évidence dans le cycle de *Ch. crassiscolex*.

Bien que nous ayons disséqué des *Arion* provenant des biotopes à *Neomys fodiens* dès le début de leur cycle biologique, nous n'avons rencontré d'individus parasités qu'à partir de la fin juillet et surtout au cours des mois d'août, septembre et octobre La période d'infestation des *Arion* est par conséquent identique pour les deux cycles de *Choanotaenia*

La figure 16 montre la dynamique de la population parasitaire chez *Neomys fodiens* au niveau des stations 8 et 14 pendant les années 1971 et 1972. Nous pouvons constater que les diagrammes obtenus sont parfaitement superposables à ceux observés pour l'espèce *Sorex araneus*.

L'infestation de la population des Musaraignes débute au mois d'août et se poursuit jusqu'au mois de novembre. A partir de ce moment là, le parasitisme va se maintenir chez la Musaraigne grâce à la longévité du Cyclophyllide. Bien que nous n'ayons pas de données concernant le parasitisme de *N. fodiens* durant les mois d'Hiver, la découverte de Musaraignes parasitées au mois d'avril témoigne de l'existence de cette parasitose hivernale.

Comme dans le cas de la parasitose à *Ch. crassiscolex*, les Musaraignes ne sont pas infestées

Source : MNHN, Paris

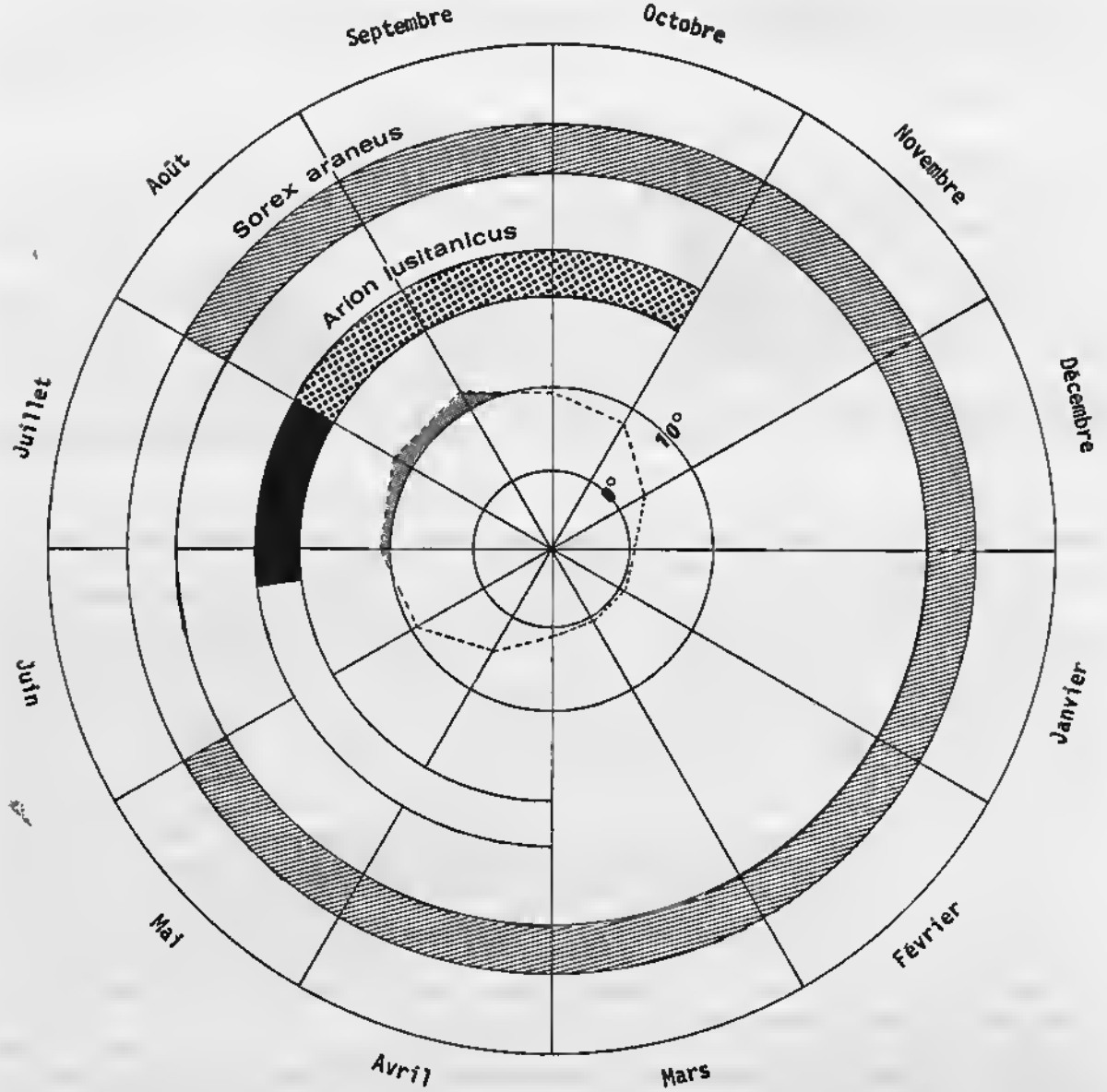


FIG. 15. — Corrélation entre la dynamique annuelle de la population de *Choanotaenia crassiscolex* chez ses hôtes successifs et les variations saisonnières de la température moyenne du sol (la zone en grisé au niveau de la courbe de température indique la période pendant laquelle l'évolution du cysticercoïde peut avoir lieu). Au cours de leur cycle biologique, les *Arion* sont successivement parasités par des larves en état de quiescence , par des larves non infestantes et par des cysticercoïdes infestants . Chez l'hôte définitif, on observe une période de non infestation , très brève, et une longue période d'infestation .

Source : MNHN, Paris

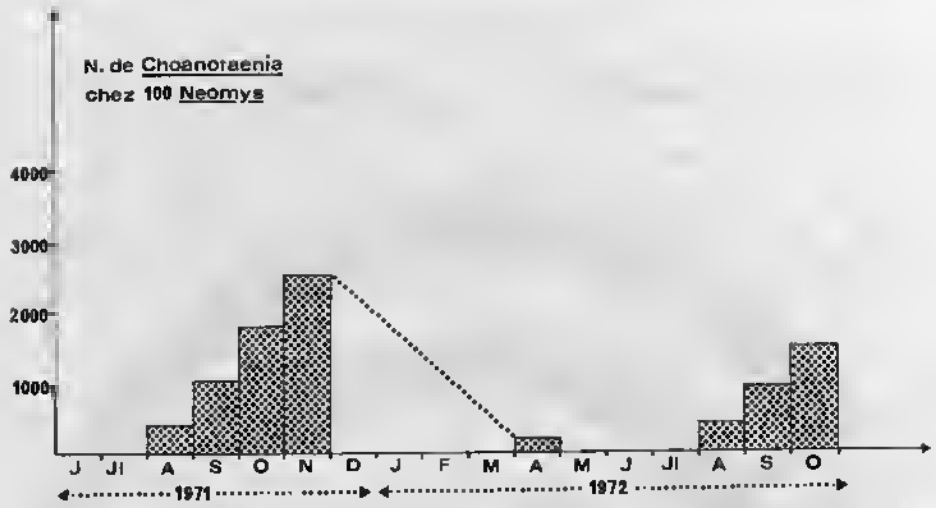


Fig. 16. — Parasitose à *Choanotaenia estavarensis*. Variation du parasitisme de l'hôte définitif (*Neomys fodiens*) au cours de l'année.

pendant les mois de mai, juin et juillet. Le parasitisme s'observe à nouveau chez l'hôte définitif dès que les *Arion* hébergeront des cysticercoïdes infestants.

Les diagrammes figurés montrent un niveau général de parasitisme chez l'hôte définitif plus bas que dans la parasitose à *Ch. crassiscolex*. Ce fait est en relation avec les prévalences très faibles de l'infestation chez l'hôte intermédiaire.

Ces différentes données nous permettent de conclure que les modalités du cycle parasitaire de *Ch. estavarensis* s'inscrivent parfaitement dans le schéma général de la dynamique de la population parasitaire démontrée chez l'espèce *Ch. crassiscolex*.

IV. — Comparaison de l'intensité de l'infestation des hôtes par les deux espèces de *Choanotaenia*.

A. — *L'importance du parasitisme chez l'hôte vecteur.*

Nous avons souligné ci-dessus la différence particulièrement sensible existant entre le niveau du parasitisme des hôtes vecteurs dans les deux cycles.

L'étude du parasitisme du vecteur dans l'ensemble des stations à *Sorex* montre que le nombre moyen de cysticercoïdes de *Ch. crassiscolex* au maximum de l'infestation est de 3 500 pour 100 *Arion*.

Dans les biotopes à *Neomys*, la moyenne des larves de *Ch. estavarensis* rencontrées est de 200 chez 100 vecteurs.

B. — *Importance du parasitisme chez l'hôte définitif.*

Au niveau des hôtes définitifs, les différences de parasitisme sont plus atténuées.

Le niveau moyen de contamination constaté à la fin de l'Automne dans différentes stations est de 4 000 adultes de *Ch. crassiscolex* chez 100 *Sorex* et de 2 500 adultes de *Ch. estavarensis* chez 100 *Neomys*.

Source : MNHN, Paris

C. — *Interprétation.*

L'existence d'une disproportion très importante du niveau d'infestation des hôtes dans le cycle de *Ch. estavarensis* trouve en partie une explication dans l'analyse des phénomènes de transmission du parasite.

1. — Transmission du parasite au vecteur.

Le cycle de *Ch. estavarensis* est un des rares cycles d'Helminthes de *Neomys* à se dérouler en milieu terrestre. D'une manière générale, les œufs des différents parasites hébergés par cette Musaraigne aboutissent dans l'eau où aura lieu la contamination de l'hôte intermédiaire.

L'infestation dans les conditions naturelles des *Arion* prouve cependant qu'une partie au moins des excréments de la Musaraigne est accessible aux *Arion*. Nous avons pu effectivement observé assez fréquemment des fèces de Musaraignes aquatiques dans la zone toujours humide des berges des cours d'eau. Par ailleurs, nous avons souligné plus haut que les *Arion* fréquentant les bords des rivières ou des canaux évoluaient sans exception dans cette même zone.

L'écologie, associée au régime très coprophage des *Arion*, expliquent ainsi l'intégration de cet hôte terrestre dans un cycle de Platbelmintbe de *Neomys fodiens*.

2. — Transmission du parasite à l'hôte définitif.

Les diagrammes de la figure 16 prouvent par contre que la transmission du parasite à la Musaraigne se fait avec beaucoup de réussite. Le niveau de l'infestation apparaît en effet très élevé par rapport à celui signalé chez le vecteur.

Nous pensons que les variations du comportement trophique de la Musaraigne au cours du cycle annuel sont partiellement responsables du succès de son infestation. La figure 23 montre que le niveau maximum de l'infestation s'observe en Automne. L'étude des cycles biologiques des différents Invertébrés aquatiques dont se nourrit préférentiellement la Musaraigne révèle que la période d'émergence de la plupart d'entre eux a lieu au cours de l'Été. Dans ces conditions, on assiste à une diminution très importante de la biomasse des animaux aquatiques à la fin de l'Été. L'appauvrissement en nourriture disponible du milieu aquatique va dès lors contraindre la Musaraigne à consommer des proies terrestres. Nous avons pu vérifier dans la nature que les Limaces étaient particulièrement recherchées par les Musaraignes en Automne. Il est en effet très fréquent de ne plus rencontrer vers la mi-octobre une seule Limace dans les biotopes à *Neomys*, alors que celles-ci sont encore relativement abondantes dans la nature. L'ingestion par les Musaraignes d'une forte proportion de la population des *Arion* vivant sur les berges des canaux constitue à notre avis la cause la plus importante de l'inflation parasitaire automnale des *Neomys*.

V. — Conclusion sur l'écologie des cycles de Cyclophyllides.

Il ressort de cette étude que l'écologie des deux *Choanotaenia* offre des similitudes très marquées, liées d'une part, à leur biologie très proche, d'autre part, au fait que les deux espèces évoluent chez un hôte intermédiaire unique et commun : *Arion lusitanicus*.

Le trait le plus saillant de leur écologie réside dans l'identité de la dynamique annuelle du parasite, qui montre notamment une évolution synchrone des populations des deux *Choanotaenia* chez leurs hôtes successifs. Toutefois, bien que l'hôte intermédiaire soit commun aux deux parasites, ceux-ci sont parfaitement séparés dans l'espace. Nous avons en effet noté que, du fait de l'écologie différente des hôtes définitifs, les foyers de chaque parasitose étaient parfaitement distincts.

Il apparaît ainsi que, malgré l'ensemble des caractères communs touchant à la fois à leur biologie et à leur écologie, *ces deux espèces congénériques étroitement apparentées n'entrent en concurrence à aucun stade de leur cycle.*

Source : MNHN, Paris

TROISIÈME PARTIE

BIOLOGIE DES DIGÈNES

Pour chacune des cinq espèces de Digènes étudiées dans ce travail, nous nous sommes attaché à résoudre en laboratoire leur cycle biologique depuis le premier hôte intermédiaire jusqu'à l'hôte définitif. Pour deux d'entre elles, nous avons pu réussir le passage hôte définitif — Mollusque et étudier expérimentalement les modalités du développement à l'intérieur du premier hôte. L'anatomie des cinq Digènes à chacun des stades de leur vie larvaire fait l'objet d'une étude morphologique et anatomique très détaillée.

Dans ce travail sur la biologie des Digènes, nous avons réservé, chaque fois que cela a été possible, une place importante à l'analyse expérimentale de l'influence de certains facteurs (température notamment) sur l'évolution des formes parasites.

De façon générale, l'ensemble des recherches biologiques relatives à chacun des parasites est présenté selon le plan :

I. — Généralités.

État des connaissances sur la biologie de l'espèce ou des espèces voisines.

II. — Recherches expérimentales.

Schéma du cycle. — Résumé des différents changements de milieu effectués par le parasite au cours de son cycle.

Stades larvaires. — Étude morphologique et anatomique des stades larvaires successifs du parasite et analyse du comportement des formes libres (miracidium, cercaire) en rapport avec le processus d'infestation.

Détermination du spectre des deuxièmes hôtes intermédiaires. — Recherche des hôtes chez lesquels le parasite est susceptible d'évoluer dans les conditions expérimentales.

Infestation de l'hôte définitif. — Modalités d'évolution du Digène chez cet hôte.

III. — Modalités du cycle dans la nature.

Liste des hôtes des trois stades parasites du cycle trouvés effectivement contaminés dans la nature.

***

Pour plusieurs espèces, la partie « Recherches expérimentales » inclue une étude de l'influence du facteur température sur le développement de la métacercaire : chez *Nephrotrema truncatum*, cette partie comporte aussi une détermination du spectre des Mollusques — hôtes.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE PREMIER

PSEUDOCEPHALOTREMA PYRENAICA
COMBES et JOURDANE, 1969

I. — GÉNÉRALITÉS.

Nous avons publié dans un récent travail (1973 *b*) les modalités du cycle évolutif de cette espèce. La biologie de ce Trématode demeurait totalement inconnue jusqu'alors.

Sur le plan systématique, ce Digène est très proche de *Cephalotrema minutum* Baer, 1943, dont le cycle biologique a été élucidé par BRENDOW (1970) en Allemagne. L'évolution de ce dernier se fait comme suit :

— le premier hôte est un Mollusque Prosobranche, *Bythinella compressa* ;
— le deuxième hôte est un Crustacé Amphipode, *Gammarus pulex*.

Dans son ensemble, le cycle de *P. pyrenaica* se déroule selon un schéma très voisin de celui de *C. minutum*. Notre travail a toutefois révélé des divergences sensibles au niveau du deuxième hôte intermédiaire.

Nous reprenons ici, en les résumant, les résultats de nos précédentes recherches (1973 *b*) sur le cycle de *P. pyrenaica*.

II. — RECHERCHES EXPÉRIMENTALES.

A. — *Schéma du cycle.*

Le cycle de *P. pyrenaica* se déroule selon le schéma suivant :

— l'œuf est éliminé avec les fèces dans l'eau ;
— le miracidium évolue chez le Mollusque Prosobranche *Bythinella reyniesii* en sporocyste I. Ce dernier donne naissance à des sporocystes II qui se développent dans la glande digestive ;
— les xiphidiocercaires, produites par les sporocystes II, quittent le Mollusque et nagent dans l'eau à la recherche de larves de Plécoptères chez lesquelles elles pénètrent activement et y donnent des métacercaires enkystées ;
— *Neomys fodiens* s'infeste en ingérant les Plécoptères parasités.

B. — *Stades larvaires.*

1. — Sporocystes.

D'après nos estimations fondées sur l'analyse de la dynamique du parasitisme du Mollusque dans la nature, la durée du développement larvaire chez cet hôte est de l'ordre de 12 mois.

Les sporocystes II de *P. pyrenaica* sont rencontrés en grand nombre (de 70 à 100) au sein de la glande digestive du Mollusque (Pl. 11 A). Ils ont la forme de sacs ovoïdes (fig. 19 A), blanchâtres, de 190 × 370 µ en moyenne. Chaque sac renferme des bourgeons cellulaires associés à des cercaires en voie de différenciation.

Source : MNHN, Paris

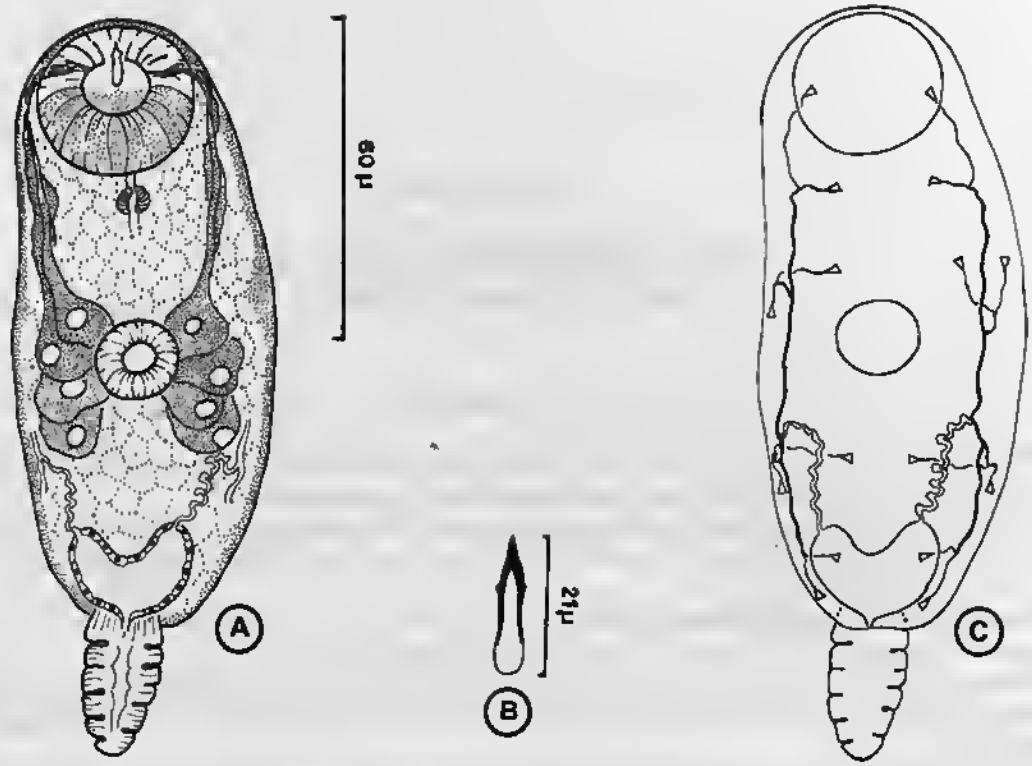


FIG. 17. — *Pseudocephalotrema pyrenaica*. A : Cercaire, morphologie générale — B : stylet de la cercaire — C : cercaire, système excréteur.

2. — Cercaire.

a) Morphologie générale.

La cercaire est à rapprocher du type xiphidiocercaire *virgula* (fig. 17 A et 17 B).
Ses mensurations, mesurées à frais, sont :

Longueur du corps :	115 à 145 µ
Largeur du corps :	60 à 70 µ
Longueur de la queue contractée :	30 — 40 µ
Largeur de la queue contractée :	15 — 25 µ
Ventouse orale :	40 — 50 µ
Ventouse ventrale :	15 — 20 µ
Rapport ventousaire VO/VV :	3
Diamètre de l'organe glandulaire :	25 — 30 µ
Longueur du stylet :	20 à 22 µ

b) Système digestif.

Le système digestif n'est représenté que par un pharynx de 6 µ de diamètre.

c) Glandes de pénétration.

Les glandes de pénétration sont formées de quatre paires de cellules disposées de part et d'autre de la ventouse ventrale. Les deux paires antérieures montrent un cytoplasme d'aspect plus granuleux que celui des cellules postérieures.

Source : MNHN, Paris

d) Organe glandulaire para-oral.

L'organe glandulaire para-oral, de forme ovale, occupe topographiquement la moitié inférieure de la ventouse orale.

e) Système excréteur.

Le système excréteur, du type mesostome (fig. 17 C), répond à la formule :

$$2\ (2 + 2) + (2 + 2) = 16.$$

La vessie, peu développée, à paroi très mince, à la forme d'un V.

f) Chétotaxie (fig. 18 A et 18 B).

Dans les différentes études sur la chétotaxie des cercaires, nous décrivons la disposition des éléments sensoriels en appliquant la nomenclature proposée par Richard (1971).

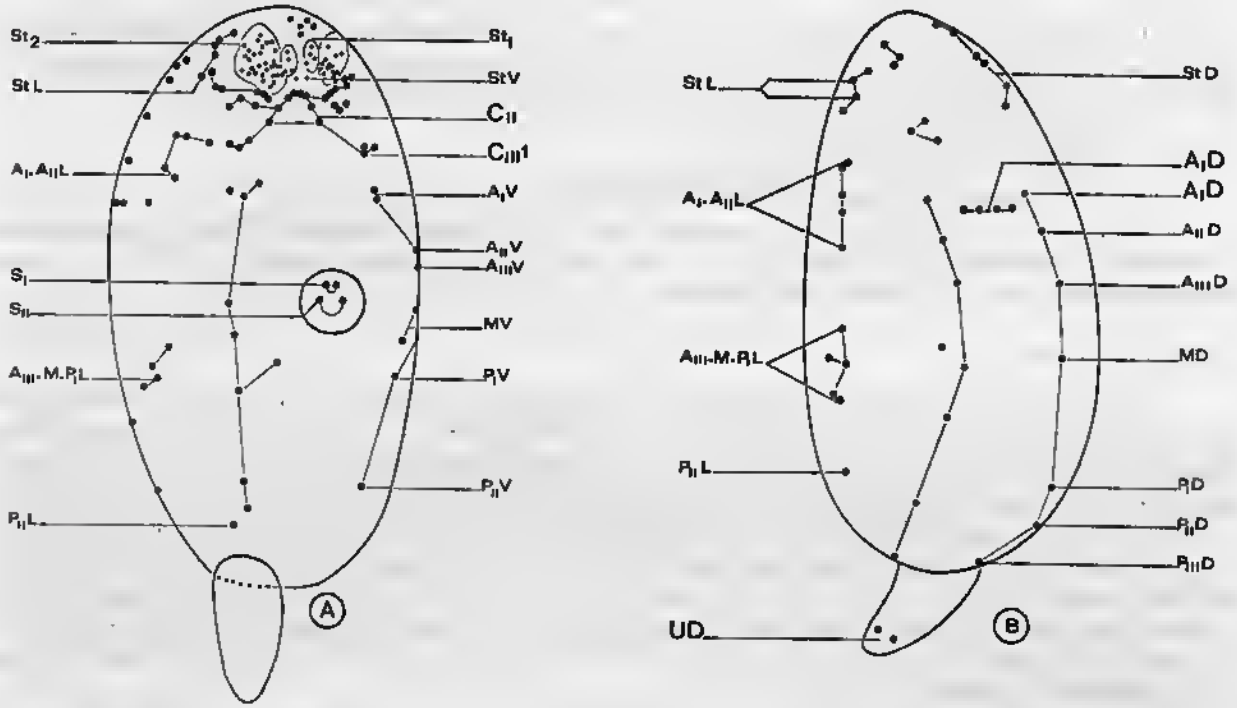


Fig. 18. — *Pseudocephalotrema pyrenaica.* Chétotaxie de la cercaire. A : vue ventrale — B : vue dorsale.

α — Région céphalique.

* Papilles de la bouche.

Le cycle C_I de cette cercaire ne porte pas de papilles

C_{II} = 1 C_{II} 1, 1 C_{II} 2, 1 C_{II} 3, 1 C_{II} 4

C_{III} = 3 C_{III} 1, 2 ou 3 C_{III} 2, 2 + 4 C_{III} 3 : les papilles C_{III} 1 sont alignées avec la papille C_{II} 1 ; les papilles C_{III} 2 avec la papille C_{II} 2 et les papilles C_{III} 3 avec la papille C_{II} 3.

* Papilles du stylet.

St = 1 St V, 4 à 5 St 1, 29 à 30 St 2, 6 St D.St L

Source : MNHN, Paris

β — Corps.

A_I = 2 à 3 A, V, 3 A_I L, 1 A_I D + 2 A_I D médiodorsales
A_{II} = 1 A_{II} V, 2 A_{II} L, 1 A_{II} D
A_{III} = 1 A_{III} V, 1 A_{III} L, 1 A_{III} D
M = 2 M V, 2 M L, 1 ou 2 M D
P_I = 1 P_I V, 1 ou 2 P_I L, 1 P_I D
P_{II} = 1 P_{II} V, 1 P_{II} L, 1 P_{II} D
P_{III} = 1 P_{III} D.

γ — Acétabulum.

$S = 2\ S_I + 2\ S_{II}$.

δ — Queue.

Deux papilles dorsales situées au tiers postérieur de la queue.

ε — Interprétation.

La chétotaxie de cette cercaire est très voisine de celle de deux espèces de *Lecithodendriidae Pleurogenetinae* étudiées par Richard (1971) : *Pleurogenoides medians* et *Prosorocus fuelleborni*. La distribution des éléments sensoriels des trois cercaires montre les caractères suivants :

— absence de papille sur le cycle C_I ;
— composition du cycle C_{II} identique ;
— existence de deux uniques papilles caudales transversales.

La position systématique de *P. pyrenaica* parmi les *Lecithodendriidae Pleurogenetinae*, déduite des études morphologiques (Combes et Jourdane, 1969) et biologiques (Jourdane, 1973 *b*), se trouve donc confirmée par la chétotaxie de la cercaire.

g) Comportement.

Le nombre de cercaires émises par jour est toujours assez faible (une centaine environ dans les cas les plus favorables, à une température de + 15° C). Lorsque les Mollusques sont gardés à des températures très proches de celles observées dans les biotopes naturels (de l'ordre de + 6° C environ), la sortie des cercaires, très réduite (5 à 10 cercaires par jour), peut s'observer pendant des périodes très longues : des *Bythinella* conservés en laboratoire ont émis des cercaires pendant plus de 4 mois.

La cercaire s'observe généralement posée sur les substrats divers qui lui sont offerts : elle n'y effectue cependant pas de mouvements de reptation ; le plus souvent, sa queue et son corps se contractent sur place. On peut la voir aussi en pleine eau, soit en train de nager, soit en phase de repos, la queue repliée sous le corps. Les phases d'activité durent en moyenne une minute, les phases de repos une quinzaine de secondes.

La pénétration de la cercaire chez le deuxième hôte a lieu, le plus souvent, au niveau des articulations de la base des pattes (articulation entre coxa et sternite, articulation entre coxa et trochanter). Une fois dans le thorax de l'animal, la cercaire gagne généralement l'abdomen où elle s'enkyste au niveau du tissu adipeux.

4. — Métacercaire.

L'étude expérimentale de l'évolution de la métacercaire, réalisée à + 15° C, a permis de mettre en évidence des modifications importantes de sa morphologie.

Dans sa phase initiale de développement, la larve est enfermée dans un kyste sphérique, très mince, de 150 μ de diamètre en moyenne (Pl. 10 A). Le stylet est encore en place au niveau de la ventouse orale. Cette dernière mesure 47 μ de diamètre environ. On observe également la ventouse ventrale (19 μ de diamètre en moyenne).

Source : MNHN, Paris

La morphogenèse de la larve à l'intérieur de l'hôte intermédiaire va être marquée par une augmentation de taille et par des remaniements de l'organisation interne. A la fin de la phase de croissance (Pl. 10 B), la métacercaire est enfermée dans un kyste de 200 μ de diamètre en moyenne. Les ventouses ont atteint leur taille définitive.

Ventouse orale : 45 × 78 μ en moyenne ;

Ventouse ventrale : 47 μ de diamètre environ.

La vessie prend un très grand développement ; elle occupe toute la moitié postérieure du corps de la larve ; elle est remplie par des vacuoles d'excrétion de grande taille, suhsphériques (24 μ en moyenne). Le pharynx et les cæcums digestifs sont visibles. La zone qui sera occupée par les organes génitaux apparaît beaucoup plus sombre que le reste du corps.

L'évolution ultérieure est marquée par la réduction de la vessie et par la différenciation des organes génitaux : c'est la poche du cirre qui apparaît en premier. Chez la métacercaire infestante (fig. 19 B et Pl. 11 B), l'anatomie est tout à fait semblable à celle de l'adulte : seules les glandes vitellogènes ne sont pas présentes. La vessie a fortement diminué de taille et ne contient plus que des petits granules d'excrétion de 2,5 μ de diamètre environ.

Les dimensions moyennes de la métacercaire infestante, mesurées chez 20 larves vivantes, sont :

Diamètre du kyste :	200 μ
Épaisseur du kyste :	2,5 μ
Ventouse orale :	45 × 80 μ
Ventouse ventrale :	50 μ
Pharynx :	15 × 25 μ
Testicules :	35 × 45 μ
Poche du cirre (longueur de la partie antérieure) :	95 μ
Ovaire :	30 μ
Branches de la vessie :	80 μ.

A une température de + 15° C, la métacercaire est infestante environ 30 jour après l'infestation du deuxième hôte.

C. — *Détermination du spectre des deuxièmes hôtes.*

Les expériences destinées à la recherche des hôtes vecteurs possibles ont été faites dans des cristallisoirs de 200 cc dans lesquels 50 cercaires sont mises en présence de 5 hôtes appartenant à la même espèce. L'expérience a été répétée au moins trois fois pour chaque espèce.

Les essais d'infestation ont été tentés chez les espèces animales les plus couramment rencontrées dans nos biotopes pyrénéens.

Les infestations réalisées chez les hôtes suivants se sont toujours soldées par un échec :

Mollusques :

Galba truncatula ;
Ancylus fluviatilis ;
Pisidium sp.

Insectes :

Larves de Mégaloptères (*Sialis lutaria*) ;
Larves d'Éphémeroptères (*Ecdyonurus* sp. ; *Ephemerella* sp.) ;
Larves d'Odonates (*Libellula* sp.) ;
Larves de Diptères (*Simulium* sp., plusieurs espèces de Chironomides) ;
Larves de Coléoptères (plusieurs espèces de *Dytiscidae* et plusieurs espèces d'*Elminthidae*) ;

Source : MNHN, Paris

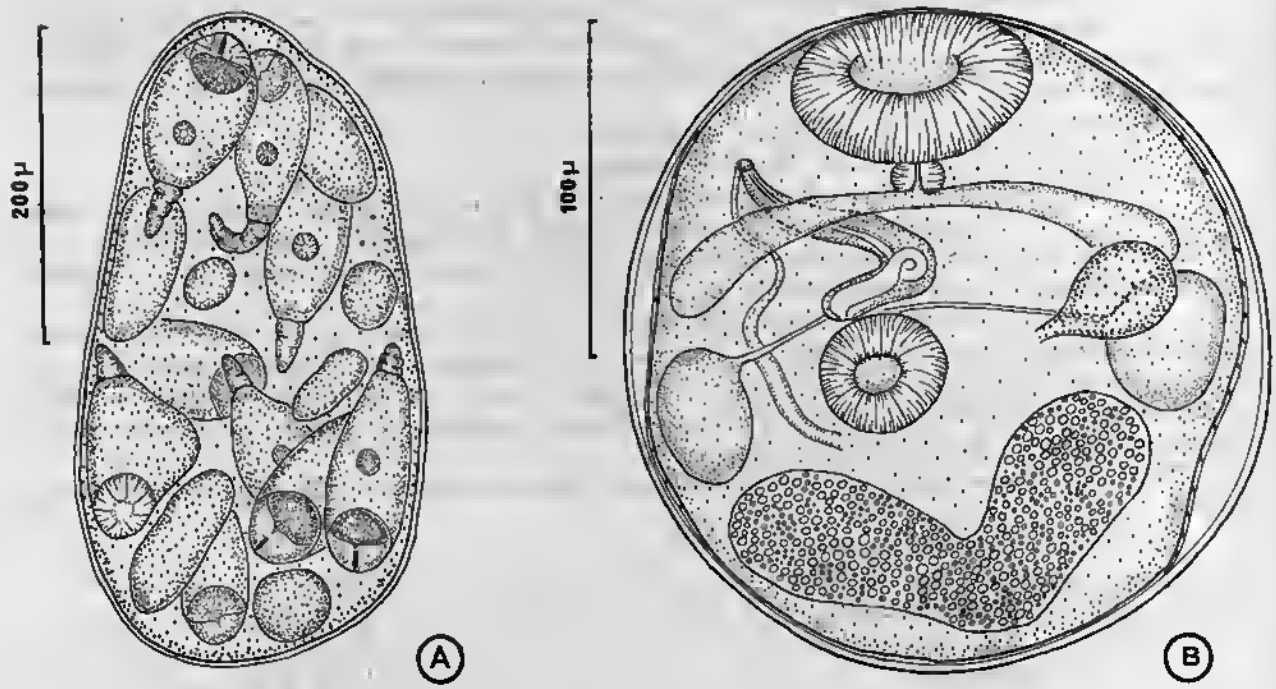


Fig. 19. — *Pseudocephalotrema pyrenaica*. A : sporocyste fils — B : métacercaire infestante.

Larves d'Hemiptères (*Velia* sp.) ;
Larves de Trichoptères (plusieurs espèces de *Limnephilidae*, d'*Odontocericae*, de *Sericostomatidae* et de *Rhyacophilidae*) ;
Larves de Plécoptères du groupe des *Filipalpia* (*Protonemura* sp., *Capnia* sp.).

Crustacés :

Amphipodes (*Gammarus* sp.) ;
Copépodes (*Cyclops* sp.) ;
Ostracodes (*Cypris* sp.).

La dissection des espèces citées ci-dessus, 7 jours après leur mise en présence avec les cercaires, ne nous a jamais livré de métacercaires de *Pseudocephalotrema pyrenaica*.

Les infestations ont toujours par contre été positives chez les espèces de Plécoptères du groupe des *Setipalpia* rencontrées dans nos stations :

Perlidae :

Perla marginata (Panzet, 1799) ;
Dinocras cephalotes (Curtis, 1827).

Perlodidae :

Arcynopteryx compacto (Mac Lachlan, 1872) ;
Perlodes intricata (Pictet, 1842) ;
Isoperla grammatica (Poda, 1791) ;
Isoperla decipiens Berthélemy [1].

1. La description de cette espèce par Berthélemy est en cours de rédaction.

Source : MNHN, Paris

Ces espèces exercent une attraction marquée sur la cercaire. Le rapprochement hôte vecteur cercaire est facilité par l'écologie semblable de ces deux organismes : tous deux sont en effet des espèces du périphyton. Le rôle de râteau joué dans l'eau par les soies natatoires très développées des tibias de ces Plécoptères contribue aussi au succès des infestations.

D. — *Influence de l'âge du deuxième hôte sur l'intensité de l'infestation.*

L'existence d'une différence de taille très importante entre la larve nymphe et les larves des premiers stades des *Perlidae* nous a incité à rechercher si les larves d'âge différent, placées dans les mêmes conditions d'expérience, s'infestent avec la même intensité.

Nous avons infesté le 4.X.1972 avec 100 cercaires de *P. pyrenaica* 10 larves de *Perla marginata* dont la largeur de la capsule céphalique était inférieure à 2 mm chez 5 d'entre elles et supérieure à 2,5 mm chez les 5 autres. En gros, les larves du premier groupe correspondent à des larves au deuxième stade et les larves du deuxième groupe à des larves au quatrième stade.

Les résultats de la dissection des 10 larves, effectuée le 18.X.1972, sont rassemblés dans le tableau 5 qui indique la distribution des métacercaires chez les 10 hôtes. Les chiffres entre parenthèses correspondent à la largeur de la capsule céphalique.

TABLEAU 5.

Larves au 2e stade	Nombre de métacercaires	Larves au 4e stade	Nombre de métacercaires
1 (2 mm)	5	1 (3,3 mm)	2
2 (2 mm)	2	2 (3,3 mm)	4
3 (1,7 mm)	6	3 (3,1 mm)	5
4 (1,7 mm)	2	4 (2,9 mm)	3
5 (1,5 mm)	4	5 (2,6 mm)	4
	19		18

Cette expérience laisse apparaître des taux d'infestation semblables chez les deux groupes de larves.

Toutes les expériences de ce type faites aussi bien avec l'espèce *P. marginata* qu'avec l'espèce *D. cephalotes* ont montré que les larves de Plécoptères d'âge différent exercent la même attraction sur les cercaires de *Pseudocephalotrema pyrenaica.*

E. — *Influence de la température sur la durée du développement de la métacercaire.*

Les hôtes vecteurs possibles signalés montrent dans la nature une répartition altitudinale très différente, induite en partie par la valeur moyenne des maxima thermiques estivaux. Dès lors, il nous est apparu intéressant d'étudier l'influence de la température sur la durée d'évolution de la métacercaire.

Les expériences ont été réalisées chez l'hôte le plus eurytherme, *Perla marginata.*

La durée de l'évolution larvaire jusqu'au stade métacercaire infestante a été étudiée à trois températures : + 5° C ; + 10° C et + 15° C. Les durées moyennes, correspondant à la différenciation complète des organes génitaux, sont respectivement pour ces trois températures de 90, 60 et 30 jours. La relation existant entre la température et la vitesse du développement larvaire a été représentée graphiquement sur la figure 20 en considérant l'inverse de la durée du développement.

Nous pouvons voir qu'il existe une relation linéaire nette entre 1/Dl et la température.

Source - MNHN, Paris

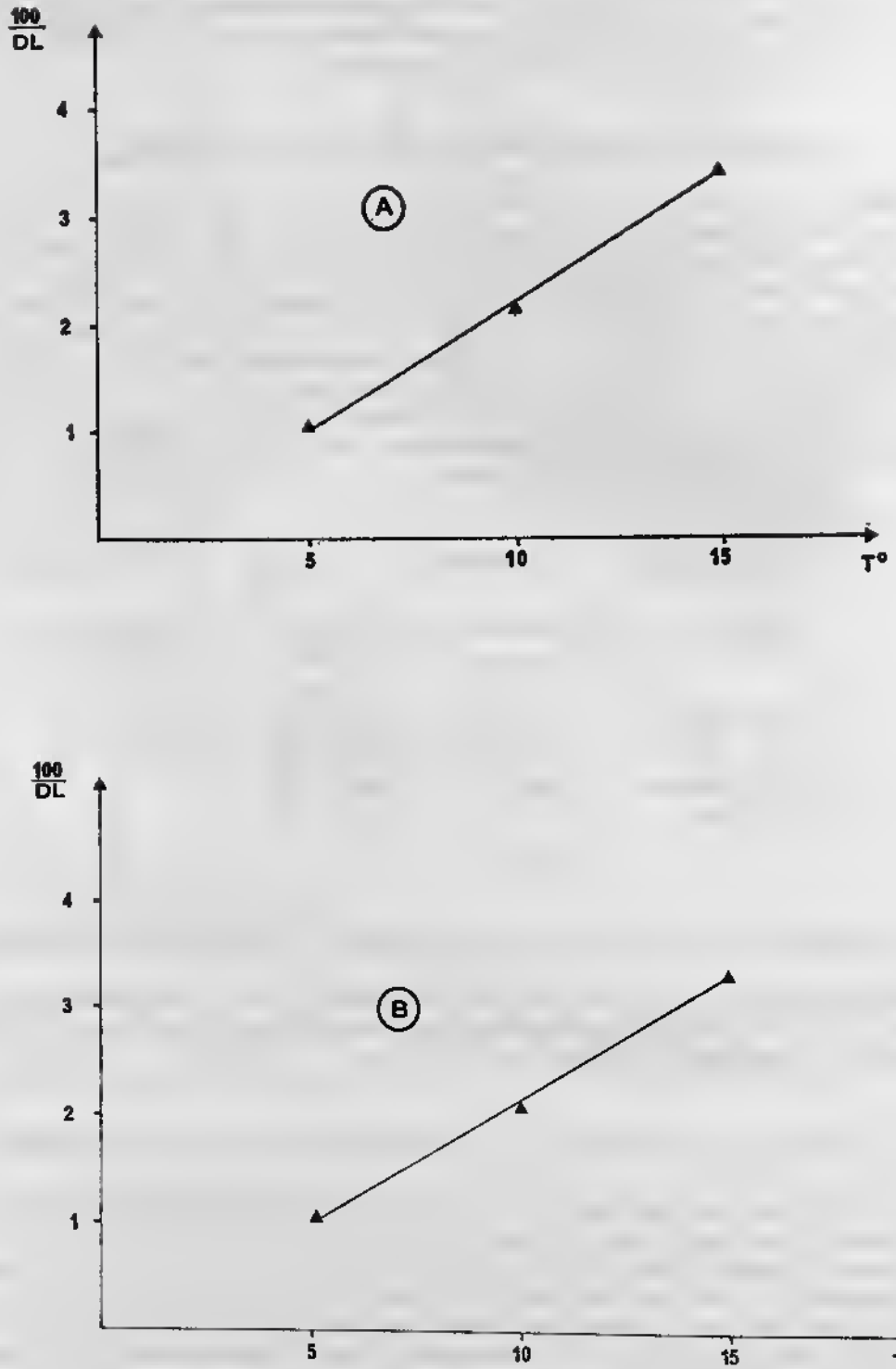


Fig. 20. — Variation de 100/D.L. (durée de développement en jours de la métacercaire) en fonction de la température chez *Pseudocephalotrema pyrenaica* (A) et *Skrjabinophyetus neomydis* (B).

Source© MNHN, Paris

La courbe montre aussi que le développement de la métacercaire n'est absolument pas inhibé par les basses températures (+ 5° C). L'étude sur le terrain de la dynamique de la population parasitaire, qui met en évidence l'existence d'une infestation hivernale continue, confirme ce résultat expérimental.

F. — *Infestation de l'hôte définitif.*

Nous avons infesté avec les deuxièmes hôtes parasités en laboratoire les Soricidés *Neomys fodiens*, *Sorex aransus* et *Crocidura russula*. L'évolution du parasite a lieu exclusivement chez *Neomys fodiens*.

L'observation des déjections de la Musaraigne permet de trouver les œufs de l'espèce à partir du 20e jour suivant l'infestation.

Après dissection des Musaraignes infestées, les Digènes sont rencontrés dans leur microbiotope habituel : la partie terminale du colon et rectum.

Le contrôle à intervalles réguliers des fèces de Musaraignes infestées révèle l'absence d'œufs après deux mois d'infestation. La dissection de l'hôte définitif confirme la défaunation du tube digestif. La longévité de l'espèce *Pseudocephalotrema pyrenaica* chez la Musaraigne aquatique est par conséquent environ de deux mois (dans la mesure où les conditions de maintenance des animaux n'ont pas, malgré toutes les précautions prises, d'influence sur cette longévité).

III. — Modalités du cycle dans la nature.

Le cycle du Digène *Pseudocephalotrema pyrenaica* se déroule dans la nature chez les hôtes suivants :

Premier hôte intermédiaire : *Bythinella reyniesii*

Deuxièmes hôtes intermédiaires : *Perla marginata*
Perla maxima (Scopoli, 1793)
Dinocras cephalotes
Isoperla pyrenaica
Isoperla decipiens
Isoperla moselyi (Despax, 1936)
Isoperla viridinervis (Pictet, 1865)
Perlodes intricata
Arcynopteryx compacta

Hôte définitif : *Neomys fodiens*.

Un des traits de la biologie de *P. pyrenaica* qui ne peut manquer d'éveiller notre intérêt réside dans la composition qualitative et quantitative du spectre des deuxièmes hôtes.

S'il apparaît en effet que ce spectre englobe un nombre important d'espèces, il convient cependant de remarquer que celles-ci, outre le fait d'appartenir à un même ordre, celui des Plécoptères, offrent la caractéristique de se classer au sein de cet ordre toutes dans une même entité systématique, le groupe des *Setipalpia*.

Chez les *Setipalpia*, les potentialités évolutives de *P. pyrenaica* semblent par contre très larges, puisque nous n'avons pas recensé jusqu'ici d'espèces réfractaires. *L'exploitation par le parasite d'une série d'hôtes aux écologies souvent différentes et complémentaires constitue, ainsi que nous l'analyserons plus loin, une adaptation originale sur le plan épidémiologique.*

Source : MNHN, Paris

Chapitre deuxième

SKRJABINOPHYETUS NEOMYDIS
Dimitrova et Genov, 1967

I. — Généralités.

Le cycle de cette espèce a été partiellement élucidé en Allemagne par Brennow (1969). Ce travail comporte cependant plusieurs erreurs et quelques lacunes assez importantes.

Il semble que cet auteur ait fait, au cours de l'étude des stades larvaires, une certaine confusion entre la cercaire effective de cette espèce et celle de *Nephrotrema truncatum*, non encore décrite alors. Dans son étude de la cercaire, on retrouve en effet des caractères qui appartiennent indiscutablement à l'espèce *N. truncatum* (formule excrétrice et mensurations de certains spécimens).

En ce qui concerne la systématique du deuxième hôte intermédiaire, le travail de Brendow fait seulement mention des ordres d'Insectes chez lesquels l'espèce évolue : aucune précision spécifique ou même générique sur les hôtes n'est donnée.

II. — Recherches expérimentales.

A. — *Schéma du cycle.*

D'après nos recherches expérimentales, le cycle de *Skrjabinophyetus neomydis* se déroule selon le schéma suivant :

— l'œuf, éliminé avec les fèces, éclôt dans l'eau ;

— le miracidium, nageant, pénètre activement chez le Prosobranche *Bythinella reyniesii* et y évolue en sporocyste. Ce dernier engendre un nombre très réduit de rédies I qui se localisent le plus souvent au niveau de l'épithélium de la cavité branchiale. La rédie I donne naissance à des rédies II qui se développent dans la glande digestive ;

— les cercaires, du type microcerque, produites par les rédies II, quittent le Mollusque et rampent sur le substrat à la recherche de larves de Trichoptères ou de Plécoptères chez lesquelles elles pénètrent activement et y évoluent en métacercaires enkystées ;

— *Neomys fodiens* s'infeste en ingérant les hôtes intermédiaires parasités.

B. — *Stades larvaires.*

1. — Miracidium.

Les Digènes recueillis après dissection de la Musaraigne ne peuvent être conservés vivants dans la solution physiologique. Il n'est par conséquent pas possible d'obtenir la ponte des Trématodes *in vitro*. Les œufs gardés pour l'obtention des miracidiums sont prélevés après dilacération des tissus du parasite.

A la température de + 15° C, l'œuf éclôt en moyenne au bout de 45 jours. Le miracidium, une fois libéré, s'observe soit en train de nager très activement près du fond des récipients d'expérience, soit fixé sur leurs parois. Sa durée de vie dans l'eau est en moyenne de 24 heures.

Source : MNHN, Paris

Sur le vivant, le miracidium présente une forme ovoïde. Sa région antérieure apparaît un peu plus large. Il mesure en moyenne 90 × 40 μ. Toute sa surface est couverte de cils qui assurent la nage. Il montre deux protonéphridies, bien visibles, situées au niveau du milieu du corps. Les canaux excréteurs qui en partent se dirigent vers l'extrémité antérieure et y débouchent au niveau de l'élargissement.

Nous n'avons pu faire une étude de la séquence des cellules ciliées et de leurs éléments sensoriels, car nous n'avons jamais pu disposer d'un nombre important de miracidiums. L'utérus du ver renferme en effet une petite quantité d'œufs. Au demeurant, dans les conditions de laboratoire, le développement ontogénique ne se déroule pas toujours de manière parfaite.

Le Mollusque *Bythinella reyniesii* exerce une attraction très marquée sur le miracidium. Quelques minutes après la mise en présence des Mollusques avec les miracidiums, on peut en effet constater que ceux-ci rampent déjà sur la coquille des Prosobranches.

2. — Rédie mère.

Nous n'avons pas observé de sporocystes. Nous pensons que le miracidium se différencie en un sporocyste éphémère qui contient très peu de rédies (le plus souvent une ou deux).

L'étude du développement à l'intérieur du Mollusque a été faite à la température de + 15° C.

La dissection de Mollusques parasités depuis 80 jours permet de retrouver la ou les rédies mères, de petite taille, ovoïdes, mesurant en moyenne 350 × 400 μ. Leur pharynx, très important, mesure environ 95 μ de diamètre. Ces rédies se localisent préférentiellement dans l'épithélium de la cavité branchiale du Mollusque. On peut les observer aussi, mais plus rarement, dans le pied. Les rédies mères vont différencier progressivement des rédies filles.

3. — Rédie fille.

A partir du deuxième mois suivant l'infestation, on peut distinguer les rédies filles libres dans la glande digestive du Mollusque.

La croissance des rédies filles dure environ quatre mois. Elles mesurent alors en moyenne 800 μ de longueur et 200 μ de largeur (fig. 21 D). Leur pharynx, bien développé, a 50 μ de hauteur sur 40 μ de largeur. Il se continue par un tube digestif de 90 μ de longueur. La coloration jaune orangée très marquée des produits de digestion contenus dans le cæcum des rédies permet de les distinguer très aisément parmi les tissus du Mollusque. Les rédies filles isolées et placées dans la solution physiologique ne se montrent pas très actives. Chaque rédie fille renferme en moyenne de 25 à 35 balles germinales qui ne montrent aucune différenciation. Celles-ci s'échappent de la rédie fille à partir du sixième mois suivant l'infestation et vont se localiser au niveau de l'emplacement de la glande génitale. Ces balles germinales évoluent en cercaires qui commenceront à être émises dans l'eau environ 7 mois après le début de l'infestation. La différenciation de la cercaire a ainsi lieu en dehors de la rédie.

L'étude des coupes histologiques de Mollusques parasités permet d'apprécier les lésions provoquées par les rédies filles. Celles-ci déterminent, dans un premier temps, une castration parasitaire totale du Mollusque. Lorsque la glande génitale a été détruite, les lobules digestifs sont à leur tour progressivement désorganisés par ingestion des cellules. La glande digestive n'est cependant jamais détruite dans sa totalité. Des îlots parfaitement fonctionnels subsistent toujours, même chez les Mollusques très parasités. Le nombre de rédies filles le plus fréquemment rencontré chez les Mollusques naturellement infestés varie de 10 à 20. L'examen histologique permet de confirmer que les cercaires ne se différencient jamais à l'intérieur même de la rédie fille. La majorité des cercaires libres, en voie de différenciation, est localisée au niveau de l'emplacement de la gonade (Pl. 13 A). Certaines s'observent aussi en train d'évoluer isolément entre les lobules de la glande digestive.

4. — Cercaire.

Le nombre de cercaires émises par jour est toujours très réduit (une vingtaine environ, à une température de + 15° C). La sortie des cercaires n'a pas lieu de façon continue, mais présente un caractère cyclique : 2 à 3 jours d'émission, suivis de 4 à 5 jours sans émission.

Source : MNHN, Paris

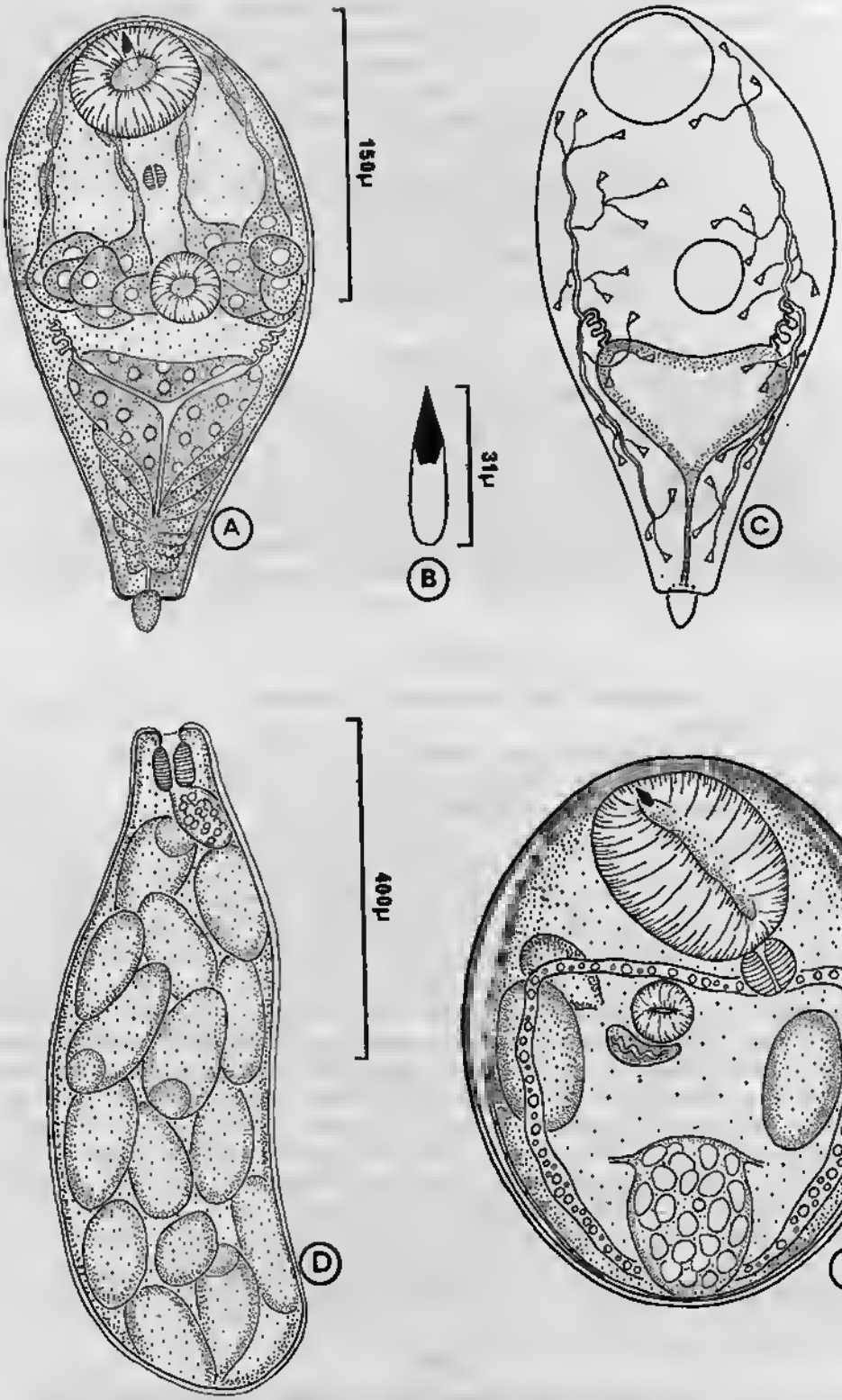


Fig. 21. — *Skrjabinophyetus neomydis*. A : cercaire ; morphologie générale — B : stylet de la cercaire — C : cercaire ; système excréteur — D : rédie fille — E : métacercaire infestante.

Source : MNHN, Paris

a) Morpbologie générale.

La cercaire est du type microcerque (fig. 21 A et Pl. 12 A). Son corps se présente entre lame et lamelle sous une forme ovoïde. Le tégument ne montre pas de spinulation. L'extrémité postérieure du corps et de la queue est couverte de très courts poils.

Le stylet (fig. 21 B) apparaît composé de deux parties : une partie antérieure, en forme de pointe de lance, très sclérifiée, mesurant 14 µ de longueur et une base, plus claire, arrondie à son extrémité, de 17 µ de longueur.

Les mensurations de la cercaire, prises sur le vivant, sont les suivantes :

Longueur du corps :	220 à 290 µ
Largeur du corps :	120 à 150 µ
Longueur de la queue :	(14 µ)
Largeur de la queue :	(10 µ)
Ventouse orale :	60 à 75 µ
Ventouse ventrale :	35 à 40 µ
Rapport ventousaire VO/VV :	1,7
Longueur du stylet :	28 à 34 µ

b) Appareil digestif.

L'appareil digestif ne comprend qu'un très petit pharynx de 16 µ de diamètre.

c) Glandes de pénétration et cellules kystogènes.

Les glandes de pénétration sont groupées de part et d'autre de la ventouse ventrale : on compte de chaque côté 7 cellules semblables ; 5 cellules déversent leur sécrétion dans des canaux qui longent les parois et débouchent dorsalement près du stylet ; les deux cellules les plus centrales possèdent des canaux qui cheminent au centre du corps jusqu'à la ventouse orale qu'ils contournent dorsalement pour rejoindre les canaux latéraux et déboucher côte à côte.

Les cellules kystogènes sont très peu apparentes et dispersées dans tout le parenchyme.

d) Système excréteur.

Le système excréteur (fig. 21 C), du type mésostome, comprend 18 paires de cellules flammes distribuées suivant la formule :

$$2\ [(3 + 3 + 3) + (3 + 3 + 3)] = 36.$$

Les canaux collecteurs transverses se déversent dans une volumineuse vésicule excrétrice qui mesure en moyenne 70 × 50 µ. Celle-ci est située dans la zone centrale de la moitié postérieure du corps. La vessie se continue par un canal de 50 µ de longueur environ qui débouche à l'extrémité postérieure du corps.

e) Complexe glandulaire post-acétabulaire.

La partie postérieure du corps montre un complexe glandulaire formé de paires de cellules alignées de part et d'autre du canal vésical. Leur sécrétion, de nature muqueuse, comme en témoigne les colorations à l'Azan, s'écoule par un pore s'ouvrant ventralement dans la région postérieure du corps. Nous n'avons pu mettre en évidence la fonction précise de cette sécrétion muqueuse au cours des phénomènes d'infestation.

Source : MNHN, Paris

f) Chétotaxie (fig. 22 A et 22 B).

α — Région céphalique.

* Papilles de la bouche.
C_I = 1 C_I V, 1 C_I L, 1 C_I D
C_{II} = 1 ou 0 C_{II} 0, 4 C_{II} 1, 10 C_{II} 2
C_{III} = 4 ou 5 C_{III} 1, 2 C_{III} 2, 5 C_{III} 3, 5 à 6 C_{III} 4, 4 à 5 C_{III} 5.
* Papilles du stylet.
St = 20 à 26 St 1, 3 St D 1, 5 à 6 St D 2.

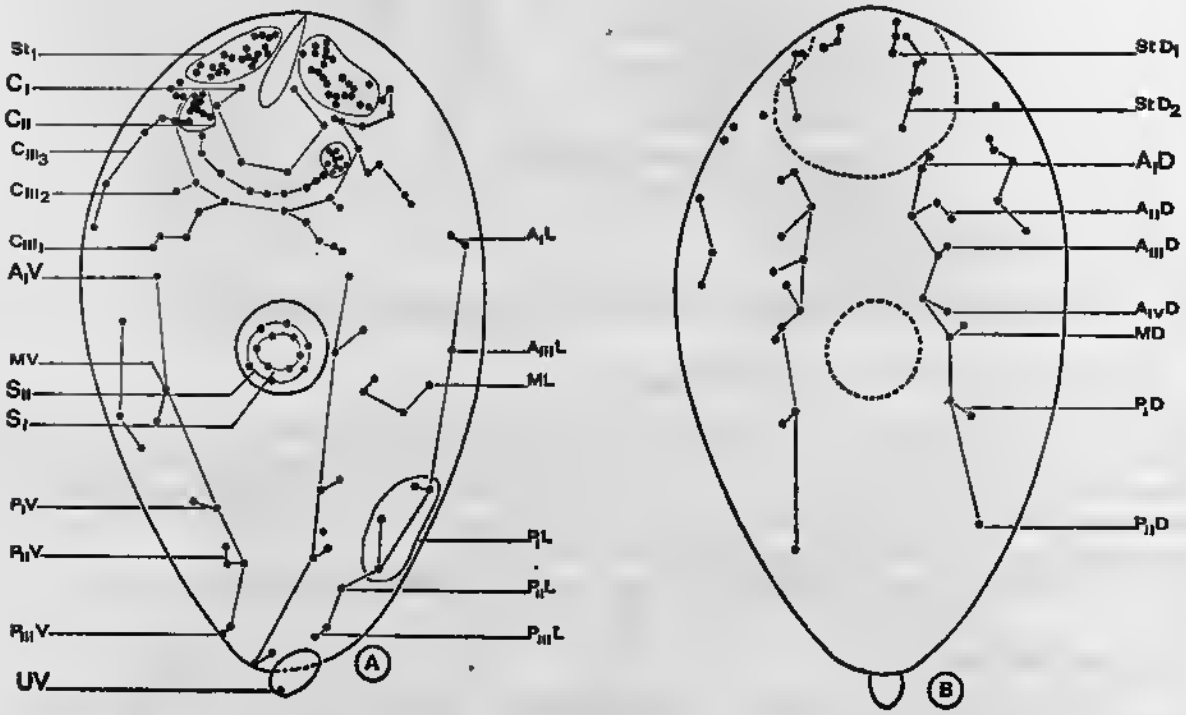


Fig. 22. — *Skrjabinophyetus neomydis*. Chétotaxie de la cercaire. A : vue ventrale — B : vue dorsale.

β — Corps.

A_I = 1 A_I V, 2 à 3 A_I L, 2 A_I D
A_{II} = 3 A_{II} D
A_{III} = 1 A_{III} L, 2 A D_{III}
A_{IV} = 2 A_{IV} D
M = 2 M V, 3 à 4 M L, 2 M D
P_I = 2 P_I V, 4 P_I L, 2 P_I D
P_{II} = 3 P_{II} V, 1 P_{II} L, 1 P_{II} D
P_{III} = 2 P_{III} V, 1 P_{III} L.

γ — Acétabulum.

S = 6 S_I, 6 S_{II}.

δ — Queue.

U = une papille ventrale.

Source : MNHN, Paris

ε — Interprétation.

Parmi les cercaires connues au plan de la chétotaxie, seules celles de *S. soricis* et *N. truncatum* montrent des caractères très proches de *S. neomydis* :

— les éléments papillaires C_I, C_{II} 0, et C_{III}, A_I, V, A_{II}, D, M D, S et U s'observent en nombre identique chez *S. neomydis* et *S. soricis*, confirmant ainsi l'attribution des deux espèces au même genre ;

— les cycles C_I, C_{II}, A V — M V et A L — M L sont très voisins chez *S. neomydis* et *N. truncatum*, ce qui permet de définir l'existence de parentés systématiques évidentes entre les deux genres.

En ce qui concerne la position taxonomique de *S. neomydis*, en l'absence de documents sur la chétotaxie des cercaires de la famille des *Nanophyetidae* où est placé le genre *Skrjabinophyetus*, seules peuvent être apportées des précisions supra-familiales. Richard (1971), Bayssade-Dufour et Maillard (1973) considèrent en effet que cinq caractères chétotaxiques permettent de distinguer les *Allocreadioidea* : ce sont ;

— 1 C_I D ;
— 1 C_{II} 0 ;
— 0 ou 1 A_I D médiodorsale ;
— 2, 3 ou 4 cycles acétabulaires.

La présence de ces caractères dans la description chétotaxique que nous donnons plaident en faveur d'un rattachement de *S. neomydis* à la superfamille des *Allocreadioidea*.

g) Comportement.

La cercaire de *S. neomydis* se déplace le plus souvent par reptation sur les substrats. On peut la voir aussi fixée sur des supports divers par sa partie postérieure qui prend la forme d'une ventouse après rétraction de la queue. Dans cette position, elle effectue des mouvements pendulaires dans l'eau. La cercaire peut s'observer, mais plus rarement, entre deux eaux, dans la couche avoisinant le fond des récipients d'expérience.

L'attraction des hôtes possibles sur la cercaire est très nette. Lorsqu'on met en présence les cercaires avec des Tricboptères, quelques minutes suffisent pour voir les cercaires ramper sur le fourreau des Insectes testés. Le rapprochement hôte — cercaire est favorisé par l'écologie très voisine des deux organismes : les Trichoptères sont des espèces du périphyton et s'observent le plus souvent sur la face inférieure des pierres des cours d'eau ; nous avons souligné que les cercaires évoluaient aussi essentiellement à la surface des substrats. Quelle que soit la nature du fourreau des Tricboptères (graviers ou éléments végétaux), nous n'avons jamais vu la cercaire essayer de s'insinuer entre les matériaux du fourreau : celle-ci rampe sur ce dernier en direction de la région antérieure au niveau de laquelle elle pénétrera à l'intérieur.

Chez des hôtes infestés depuis 30 minutes et sortis de leur fourreau, nous avons pu vérifier que les cercaires pénétraient préférentiellement au niveau des articulations souples des pattes. Malgré la relative minceur du tégument abdominal des Trichoptères, nous avons rarement constaté la pénétration des cercaires à ce niveau. Nous pensons que la cercaire n'utilise pas cette voie de pénétration, parce que cette région du corps est le siège de contractions répétées et violentes, destinées à assurer le renouvellement de l'eau dans le fourreau.

Après leur pénétration dans le corps de l'bôte, les cercaires vont migrer en direction du tissu adipeux au niveau duquel elles s'enkystent (Pl. 13 B). La majorité des cercaires se localise dans la région abdominale du corps de la larve.

5. — Métacercaire.

L'évolution de la métacercaire se fait d'une façon très progressive. Les différents organes présents chez la métacercaire infestante commencent leur évolution à peu près en même temps.

Après 15 jours de développement à la température de + 15° C, la métacercaire est enfermée dans un kyste sphérique, de 240 µ de diamètre en moyenne. Les branches du tube digestif sont com-

Source : MNHN, Paris

plètement formées et atteignent la partie postérieure du parasite. La vessie, ovoïde, est très développée par rapport aux autres organes (130 × 90 μ en moyenne) et est remplie par des granules d'excrétion de taille plus importante que chez la métacercaire infestante. Les glandes génitales (testicules et ovaire) sont déjà reconnaissables à ce stade. Seule la poche du cirre et les glandes vitellogènes font défaut.

La morphogenèse de la métacercaire est terminée 30 jours après l'enkystement de la cercaire. Elle se présente alors sous une forme ellipsoïde (fig. 21 E et Pl. 14 A). Sa paroi kystique est très fine. Le corps de la métacercaire apparaît généralement replié à l'intérieur du kyste. L'anatomie de la larve est proche de celle de l'adulte. Le rapport ventousaire de la métacercaire (3) est déjà très voisin de celui de l'adulte (3,5). La ventouse orale a conservé la pointe du stylet de la cercaire qui persistera durant toute la vie de la larve. Les cæcums digestifs sont entièrement remplis par des granules fortement réfringents. L'ensemble du système génital est complètement différencié (testicules, ovaire, poche du cirre). Les glandes vitellogènes seules ne sont pas présentes. La vessie a gardé les mêmes dimensions qu'au stade précédent. Les granules d'excrétion, sphériques, sont eux beaucoup plus petits (de 7 à 20 μ).

Dimensions moyennes de la métacercaire infestante, mesurées chez 20 larves vivantes :

Dimensions du kyste :	280 × 310 μ
Épaisseur du kyste :	2,5 μ
Ventouse orale :	95 × 165 μ
Ventouse ventrale :	55 μ
Pharynx :	30 × 45 μ
Testicules :	65 × 110 μ
Ovaire :	35 × 65 μ
Poche du cirre :	25 × 75 μ
Vessie :	90 × 130 μ.

C. — *Détermination du spectre des deuxièmes hôtes.*

La recherche des deuxièmes hôtes intermédiaires a été faite dans des cristallisoirs de 200 cc dans lesquels les hôtes testés étaient mis en présence d'un lot de cercaires. Chaque infestation a été reproduite au moins trois fois.

Nous avons essayé d'infester les espèces animales les plus fréquemment rencontrées dans nos biotopes pyrénéens.

Les expériences réalisées avec les espèces suivantes se sont toujours révélées négatives :

Mollusques :

Galba truncatula ;
Ancylus fluviatilis ;
Pisidium sp. ;
Bythinella reyniesii.

Annélides :

Oligochètes (*Tubifex* sp.) ;
Achètes (*Erpobdella octoculata*, *Glossiphonia* sp.).

Insectes :

Larves de Mégaloptères (*Sialis lutaria*) ;
Larves d'Éphéméroptères (*Ecdyonurus* sp., *Ephemerella* sp.).
Larves d'Odonates (*Libellula* sp.).;
Larves de Diptères (*Simulium* sp., plusieurs espèces de Chironomides) ;

Source : MNHN, Paris

Larves de Coléoptères (plusieurs espèces de *Dytiscidae* et d'*Elminthidae*) ;
Larves d'Hémiptères (*Velia* sp.).
Larves de Plécoptères (*Protonemura* sp., *Perla* sp., *Perlodes* sp., *Isoperla* sp.) ;
Larves de Trichoptères : *Odontoceridae* (*Odontocerum albicorne*) ;
Sericostomatidae (*Sericostoma* sp.) ;
Rhyacophilidae (*Ryacophila evoluta*) ;
Glossomatidae (*Agapetus fuscipes*) ;
Hydropsychidae (*Hydropsyche* sp.) ;
Limnephilidae (*Allogamus auricollis*).

Crustacés :

Amphipodes (*Gammarus* sp.) ;
Copépodes (*Cyclops* sp.) ;
Ostracodes (*Cypris* sp.).

La dissection, 7 à 15 jours après l'infestation, de toutes les espèces citées ne nous a jamais permis de vérifier la présence de métacercaires de *S. neomydis* chez ces hôtes.

Les infestations ont toujours par contre été positives chez les espèces d'Invertébrés suivantes :

Trichoptères :

Limnephilidae :

Potamophylax cingulatus (Stephens, 1837) ;
Chaetopterygopsis maclachlami ;
Chaetopterygopsis sp.

Plécoptères :

Perlodidae :

Arcynopteryx compacta.

L'étude des phénomènes de transmission parasitaire montrera que ces différentes espèces n'exercent cependant pas la même attraction sur la cercaire de *S. neomydis*. Certaines espèces se révèleront être des hôtes préférentiels.

D. — *Influence de la température sur la durée de développement de la métacercaire.*

Comme chez le Digène *Pseudocephalotrema pyrenaica*, les hôtes vecteurs de *S. neomydis*, qui ne montrent pas une aire de distribution altitudinale identique, sont soumis à des températures très différentes. L'évolution de la métacercaire chez l'hôte intermédiaire s'effectue dans ces conditions à des températures pouvant varier de + 5° C à + 15° C.

Nous avons étudié le développement du parasite chez le Trichoptère *Potamophylax cingulatus* à trois températures : + 5° C, + 10° C et + 15° C.

L'étude de la morphogenèse de la larve à + 15° C a montré que la métacercaire était infestante 30 jours après l'infestation.

Pour une température d'expérience de + 10° C, la durée du développement est presque doublée, et voisine de 60 jours.

A + 5° C, la morphogenèse du parasite n'est terminée environ que 90 jours après l'infestation.

La courbe de croissance (fig. 20 B) exprimant l'inverse de la durée d'évolution 1/Dl en fonction de la température est tout à fait superposable à celle que nous avons obtenue chez l'espèce *P. pyrenaica*. La courbe traduit l'existence d'une relation de type linéaire entre les deux paramètres.

Source : MNHN, Paris

E. — *Infestation de l'hôte définitif.*

L'infestation de la Musaraigne aquatique *Neomys fodiens* avec des hôtes intermédiaires parasités expérimentalement s'est toujours révélée positive.

L'observation des déjections de la Musaraigne permet de déceler la présence des œufs du Digène 15 jours après une infestation expérimentale.

Au cours des dissections de contrôle, nous avons toujours rencontré les parasites dans leur microbiotope habituel : le duodénum.

Nous avons tenté, à plusieurs reprises, l'infestation des espèces *Sorex araneus* et *Crocidura russula*. Toutes ces expériences se sont soldées par un échec, ce qui confirme l'étroite spécificité dans la nature de ce Digène pour la Musaraigne aquatique.

III. — Modalités du cycle dans la nature.

L'évolution de l'espèce *Skrjabinophyetus neomydis* a lieu dans la nature chez les hôtes suivants :

Premier hôte intermédiaire :	*Bythinella reyniesii*
Deuxièmes hôtes intermédiaires :	*Potamophylax cingulatus*
	Chaetopterygopsis maclachlami
	Chaetopterygopsis sp.
	Chaetopteryx sp.
	Arcynopteryx compacta
Hôte définitif :	*Neomys fodiens.*

On remarquera que le spectre des hôtes vecteurs de *S. neomydis* présente la particularité d'inclure une seule famille de Trichoptères, les *Limnephilidae*, auxquels s'ajoute une espèce de Plécoptère, *Arcynopteryx compacta*. Par contre, quatre autres familles de Trichoptères, cependant présentes dans la biocénose, se sont révélées totalement réfractaires à la fois expérimentalement et d'après de nombreux échantillonnages sur le terrain. A l'intérieur même des *Limnephilidae*, une espèce au moins, *Allogamus auricollis*, est également apparue non réceptive.

La spécificité vis-à-vis du deuxième hôte intermédiaire apparaît donc ici particulièrement complexe.

Source : MNHN, Paris

Chapitre troisième

SKRJABINOPHYETUS SORICIS, Jourdane, 1973

I. — Généralités.

Cette espèce, très récemment décrite par nous-même, n'avait fait jusqu'ici l'objet d'aucun travail d'ordre biologique.

Sa parenté systématique avec *Skrjabinophyetus neomydis* suggérait que les modalités du cycle des deux espèces étaient très voisines. La ressemblance des formes larvaires des deux Digènes et l'identité de leur évolution biologique permettent de confirmer la parenté systématique établie d'après la morphologie des adultes.

II. — Recherches expérimentales.

A. — *Schéma du cycle.*

L'étude du cycle de *S. soricis* permet d'en résumer les modalités comme suit :

— l'œuf, éliminé avec les fèces, éclôt dans l'eau ;

— le miracidium évolue chez le Mollusque Prosobranche *Bythinella reyniesii* en sporocyste. Ce dernier engendre des rédies I qui donnent naissance à leur tour à des rédies II se développant dans la glande digestive ;

— les cercaires, du type microcerque, produites par les rédies II, s'échappent et rampent sur le substrat à la recherche de larves de Trichoptères ou de Plécoptères chez lesquelles elles pénètrent activement et y évoluent en métacercaires enkystées ;

— *Sorex araneus* s'infeste en ingérant les hôtes intermédiaires parasités.

B. — *Stades larvaires.*

Au cours de nos recherches, l'espèce *S. soricis* a été rencontrée seulement chez 5 *Sorex araneus*. Dans ces conditions, il ne nous a pas été possible de pouvoir envisager une étude du développement ontogénique jusqu'au stade miracidium. L'infestation du Mollusque n'a pu de même être tentée.

1. — Rédies.

Malgré le nombre très réduit de Mollusques trouvés naturellement parasités par *S. soricis*, nous avons pu néanmoins connaître l'évolution larvaire de l'espèce chez le premier hôte.

La découverte chez deux Mollusques infestés de deux générations de rédies conduit à penser que la succession des formes larvaires doit être identique à celle que nous avons observée chez *S. neomydis*. Dans les deux cas, à la différence de ce que nous avons noté pour *S. neomydis*, les rédies mères

Source : MNHN, Paris

ont été rencontrées dans la glande hépatique, parmi les rédies filles. Les rédies méres sont de petite taille et mesurent 150 × 500 μ.

Le nombre de rédies filles parasitant la glande digestive du Prosobranche varie de 10 à 20. Isolées des tissus du Mollusque et placées dans la solution physiologique, elles apparaissent très peu contractiles. Elles ont la forme de sacs allongés mesurant en moyenne 850 μ de longueur et 200 μ de largeur (fig. 23 D). Leur pharynx se présente le plus souvent sous la forme d'un bulbe de 70 μ de diamètre. Un cæcum digestif de 170 μ de longueur lui fait suite. Ce dernier est souvent fortement coloré en jaune orangé par les produits de la digestion, surtout au moment de l'agression de la glande génitale.

Les rédies filles renferment en moyenne de 15 à 30 bourgeons cercariens. Nous n'avons jamais rencontré de cercaires complètement différenciées à l'intérieur des rédies filles. Un grand nombre de cercaires libres s'observe au niveau de l'emplacement de la glande génitale qui est toujours fortement dégradée. La morphogenèse des cercaires a donc lieu, comme chez l'espéce *S. neomydis*, à l'extérieur de la rédie.

Au plan pathologique, le parasitisme entraîne à la fois une castration parasitaire et des lésions importantes au niveau de la glande digestive.

2. — Cercaire.

a) Morphologie générale.

La cercaire appartient au groupe des cercaires microcerques (fig. 23 B et Pl. 12 B). Sa forme générale, ovoïde, rappelle beaucoup celle de la cercaire de *S. neomydis*. Son rapport ventousaire, égal à 1, permet cependant de distinguer immédiatement les cercaires des deux espèces.

Le stylet (fig. 23 B) est formé de deux parties : une pointe effilée, sclérifiée, mesurant 10 μ de longueur et un manche, tronqué à son extrémité, de 16 μ de longueur. La forme de la pointe et du manche du stylet apparaissent donc différentes chez les deux espèces de *Skrjabinophyetus*.

Les dimensions de la cercaire, mesurées sur le vivant, sont les suivantes :

Longueur du corps :	240 à 310 μ
Largeur du corps :	105 à 130 μ
Longueur de la queue :	30 μ
Largeur de la queue :	14 μ
Ventouse orale :	45 à 55 μ
Ventouse ventrale :	45 à 55 μ
Rapport ventousaire VO/VV :	1
Longueur du stylet :	26 μ

b) Systéme digestif.

Le systéme digestif n'est représenté que par un petit pharynx de 12 μ de diamètre.

c) Glandes de pénétration et cellules kystogènes.

Les glandes de pénétration comprennent 4 paires de cellules groupées sur les côtés du corps, au niveau du hord antérieur de l'acétabulum. Leurs canaux étant assosiés deux par deux, on note la présence de 4 paires de canaux cheminant selon un trajet parallèle jusqu'au hord antérieur de la ventouse orale où ils débouchent.

Les glandes kystogènes, peu visibles, sont dispersées dans l'ensemble du parenchyme.

d) Système excréteur.

Le système excréteur est du type mésostome (fig. 23 C). Les protonéphridies, au nombre de 48, sont distribuées suivant la formule :

$$2\ [(4 + 4 + 4)\ (4 + 4 + 4)] = 48.$$

Source : MNHN, Paris

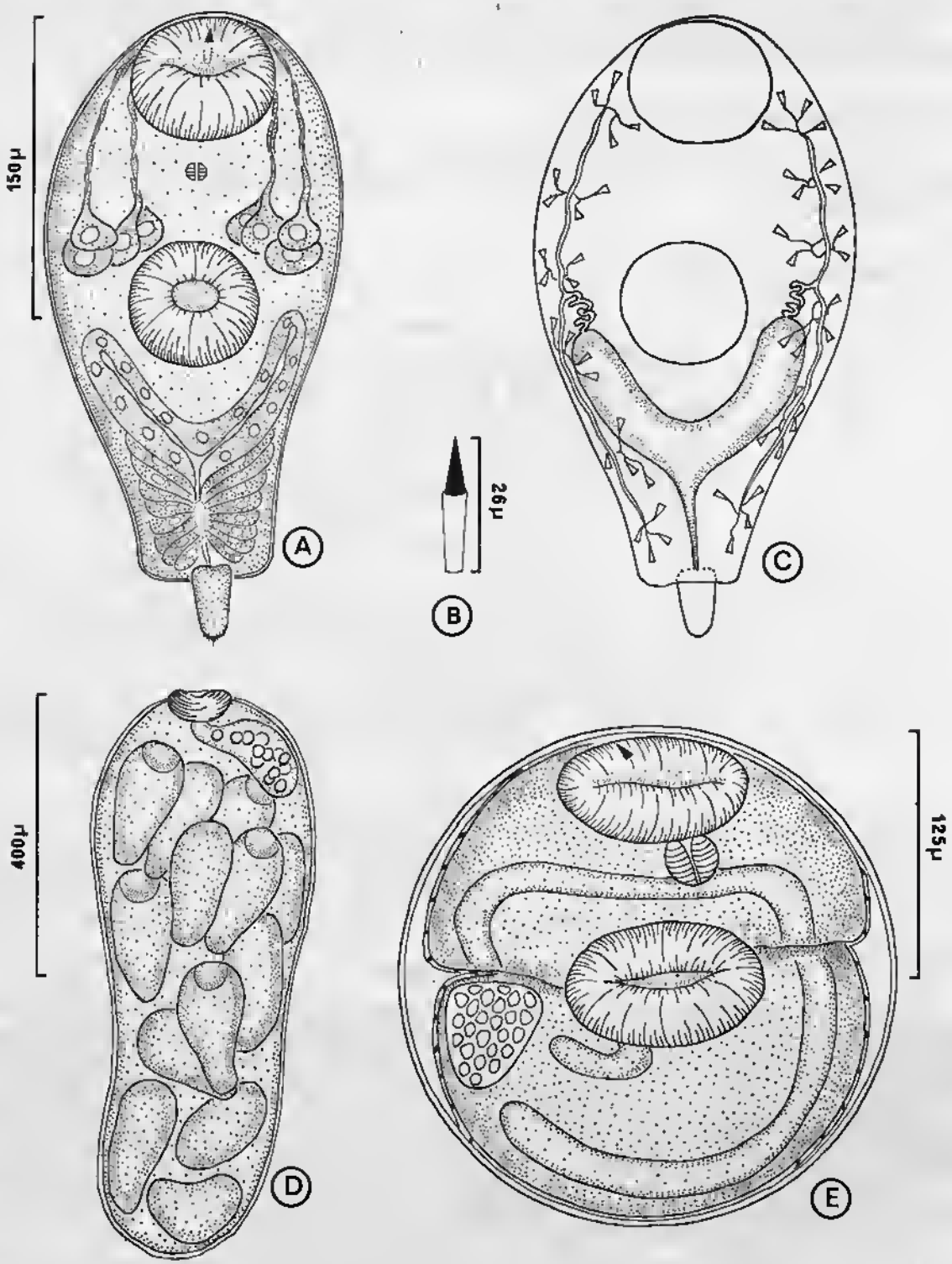


FIG. 23. — *Skrjabinophyetus soricis*. A : cercaire, morphologie générale — B : stylet de la cercaire — C : cercaire, système excréteur — D : rédie fille — E : métacercaire infestante.

Source : MNHN, Paris

La vessie a la forme d'un V dont les branches tendent à entourer la ventouse ventrale et remontent jusqu'à son niveau médian. Chaque branche mesure en moyenne 75 μ de longueur et 25 μ de largeur. La vessie, limitée par une paroi aux cellules particulièrement bien visibles, déverse les produits d'excrétion dans un très fin canal qui débouche ventralement, à la base de la queue.

e) Complexe glandulaire post-acétabulaire.

Un complexe glandulaire, formé d'un ensemble de cellules distribuées de part et d'autre du fin canal vésical, occupe toute la partie postérieure du corps. Sa sécrétion, de nature muqueuse, s'écoule par un pore ventral.

f) Chétotaxie (fig. 24 A et 24 B).

α — Région céphalique.

* Papilles de la bouche.
C_I = 1 C_I V, A C_I L, 1 C_I D
C_{II} = 1 C_{II} 0, 4 C_{II} 1, 6 C_{II} 2
C_{III} = 2 C_{III} 1, 2 C_{III} 2, 3 C_{III} 3.
* Papilles du stylet.
St = 20 à 26 St 1, 5 St 1, 4 St D 2.

β — Corps.

A_I = 1 A_I V, 7 A_I L
A_{II} = 1 A_{II} V, 5 A_{II} L, 3 A_{II} D
A_{III} = 1 A_{III} V
M = 1 M V, 4 M L, 2 M D
P_I = 1 P_I V, 3 P_I L
P_{II} = 1 ou 2 P_{II} L
P_{III} = 1 P_{III} V, 1 P_{III} L.

γ — Acétabulum.

S = 6 S_I, 6 S_{II}.

δ — Queue.

U = une papille ventrale.

ε — Interprétation.

Comme pour *S. neomydis*, il n'a pas été décrit en dehors de ce travail de cercaires dont la chétotaxie évoque de très près celle de *S. soricis*. Cette cercaire se rapproche sur le plan chétotaxique seulement des cercaires de *S. neomydis* et *N. truncatum*. Nous avons indiqué plus haut les liens de parenté entre *S. soricis* et *S. neomydis* qui confirment l'identité générique des deux espèces.

En ce qui concerne les caractères communs entre *S. soricis* et *N. truncatum*, ils sont les mêmes que ceux qui existent entre *S. neomydis* et *N. truncatum*, ce qui accentue d'autant plus l'hypothèse d'une parenté taxonomique entre les genres *Skrjabinophyetus* et *Nephrotrema*.

L'existence chez *S. soricis* des cinq caractères chétotaxiques caractérisant des *Allocreadioidea* nous autorise dans ce cas aussi à rattacher cette espèce à cette superfamille.

g) Comportement.

La cercaire de *S. soricis* offre un comportement identique à celui que nous avons décrit chez la cercaire de *S. neomydis*. Cette cercaire s'observe généralement en train de ramper sur les substrats

Source : MNHN, Paris

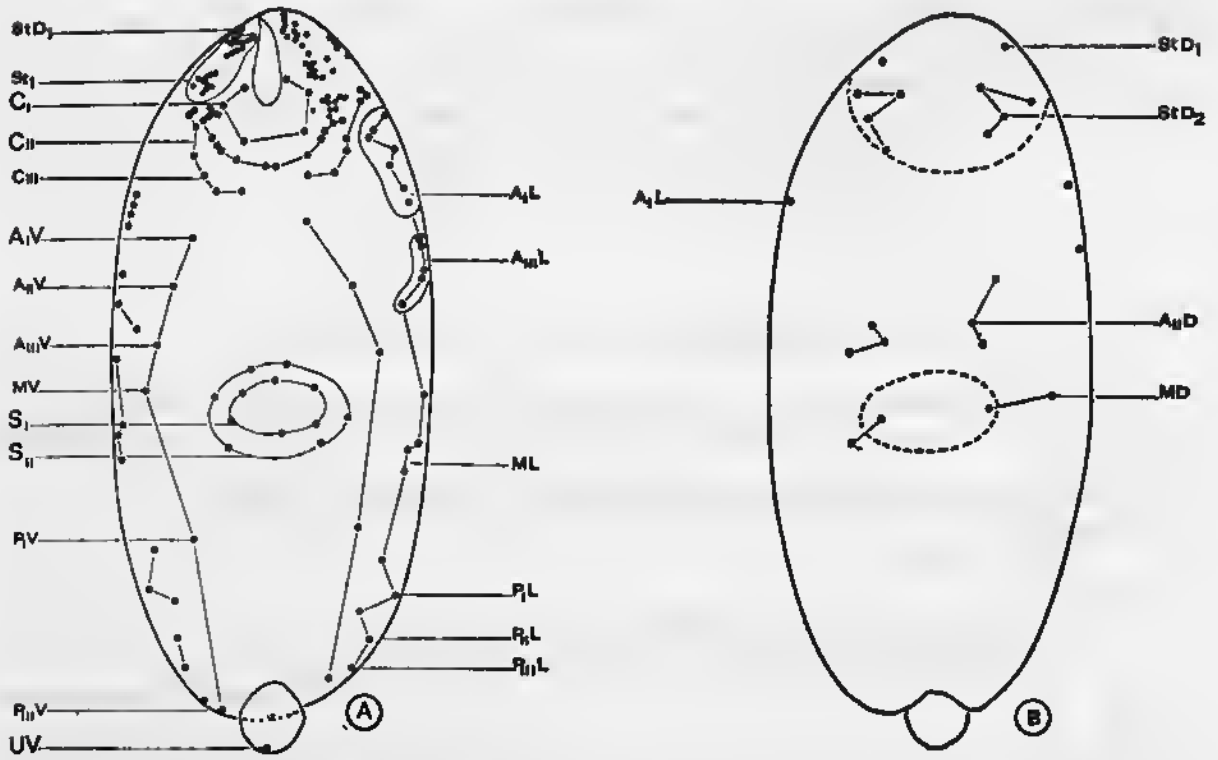


FIG. 24. — *Skrjabinophyetus soricis*. Chétotaxie de la cercaire. A : vue ventrale — B : vue dorsale.

divers (pierres, débris végétaux) laissés au fond des récipients d'expérimentation. Nous l'avons très rarement aperçue se déplaçant sur les parois latérales.

3. — Métacercaire.

Nous avons rencontré un nombre très réduit de Mollusques parasités dans la nature par *S. soricis*. N'ayant pu disposer dès lors d'une quantité importante de cercaires, nous n'avons pu mener une expérimentation très poussée sur les modalités d'infestation des hôtes vecteurs. Dans ces conditions, il ne nous a pas été possible d'étudier l'évolution morphologique de la métacercaire chez son hôte.

Les métacercaires que nous décrivons correspondent à celles que nous avons trouvées chez des hôtes infestés naturellement.

La métacercaire est enfermée dans un kyste sphérique, mince (fig. 23 E et Pl. 14 B). Le corps de la métacercaire, très replié à l'intérieur du kyste, est limité par un tégument à spinulation bien visible. De nombreuses granulations, disséminées sur toute sa surface, gênent considérablement l'observation des organes.

Les deux ventouses, très importantes, sont bien visibles. Au niveau du bord antérieur de la ventouse orale, on peut observer, de façon constante, la pointe effilée du stylet de la cercaire. L'appareil digestif est représenté par le pharynx et par deux longs cæcums se terminant au niveau de la vessie. La vessie, de forme ovoïde, occupe l'extrémité postérieure du corps. Les organes génitaux ne sont pas visibles chez la métacercaire enkystée. L'observation de larves extraites de leur kyste montre cependant que plusieurs organes sexuels ont commencé leur différenciation : les testicules, allongés, sont visibles au niveau de l'extrémité des cæcums digestifs ; la poche du cirre est de même présente sous l'acétabulum.

Source : MNHN, Paris

Les dimensions moyennes, mesurées chez 10 métacercaires vivantes, sont :

Diamètre du kyste :	250 μ
Épaisseur du kyste :	5 μ
Diamètre de la ventouse orale :	100 μ
Diamètre de la ventouse ventrale :	100 μ
Longueur de la pointe du stylet :	10 μ
Diamètre du pharynx :	50 μ
Vessie :	90 × 90 μ.

C. — *Détermination du spectre des deuxièmes hôtes.*

La quantité de cercaires dont nous avons pu disposer ayant été très faible, l'expérimentation en vue de déterminer le spectre des deuxièmes hôtes n'est pas aussi complète que chez les autres Digènes étudiés.

Les tentatives d'infestation des espèces suivantes ont toujours été négatives :

Mollusques :

Galba truncatula.

Insectes :

Larves d'Éphéméroptères (*Ecdyonurus* sp.) ;

Larves de Plécoptères (*Perla marginata, Isoperla pyrenaica*).

Nous avons par contre observé la pénétration de la cercaire chez le Trichoptère : *Potamophylax cingulatus.*

Cette espèce exerce une attraction très nette sur les cercaires de *S. soricis* : les cercaires introduites dans les cristallisoirs contenant des larves de *P. cingulatus* se rassemblent très rapidement autour des Trichoptères. On peut observer déjà, une dizaine de minutes après le début de l'expérience, un très grand nombre de cercaires ramper sur les fourreaux des Invertébrés. Après avoir pénétré chez la larve, les métacercaires s'enkystent essentiellement contre le tissu adipeux abdominal.

L'évolution de la métacercaire chez son hôte dure en moyenne un mois à + 15° C.

D. — *Infestation de l'hôte définitif.*

Nous avons tenté l'infestation avec des métacercaires de *S. soricis* des Soricidés *Sorex araneus* et *N. fodiens.* Seules se sont révélées positives les expériences de contamination faites chez *S. aranaus.* La dissection de cette Musaraigne, deux semaines après l'infestation, livre des Digènes mûrs au niveau du gros intestin.

III. — Modalités du cycle dans la nature.

L'espèce *Skrjabinophyetus soricis* parasite dans les conditions naturelles les hôtes suivants :

Premier hôte intermédiaire :	*Bythinella reyniesii*
Deuxièmes hôtes intermédiaires :	*Potamophylax cingulatus* *Chaetopteryx* sp. *Arcynopteryx compacta*
Hôte définitif :	*Sorex araneus.*

Comme dans le cas de *S. neomydis*, nous ne pouvons manquer de noter que le spectre des hôtes vecteurs de *S. soricis* est très réduit, puisque trois espèces seulement hébergent la métacercaire dans notre région.

Source : MNHN, Paris

La composition qualitative du spectre d'hôtes apparaît ici aussi originale puisqu'elle englobe, à côté de deux Trichoptères *Limnephilidae*, un Plécoptère, alors que toutes les autres espèces de Trichoptères disséquées, même appartenant aux *Limnephilidae*, se sont révélées négatives.

Les problèmes touchant à la spécificité du parasite à l'égard de ses hôtes vecteurs semblent aussi dans ce cas précis très difficiles à résoudre.

Source : MNHN, Paris

Chapitre quatrième

NEPHROTREMA TRUNCATUM
(Leuckart, 1842)

I. — Généralités.

Le cycle biologique de *Nephrotrema truncatum*, que nous avons découvert dans sa totalité, constitue le deuxième cycle connu de la famille des *Troglotrematidae*. Seul était élucidé jusqu'ici le cycle de *Troglotrema mustelae* Wallace, 1932, parasite de plusieurs Mammifères Carnivores américains.

Nos recherches sur *N. truncatum* ont fait l'objet de deux communications à l'Académie des Sciences (1973 *a* et 1974). Nous apportons ici une analyse détaillée de l'évolution biologique de ce Digène.

II. — Recherches expérimentales.

A. — *Schéma du cycle.*

— Les œufs, éliminés avec l'urine au moment de la miction, éclosent dans l'eau après un développement embryonnaire très long ;
— le miracidium, cilié, nageant, pénètre activement chez le Mollusque Prosobranche *Bythinella reyniesii* où il évolue en sporocyste ;
— le sporocyste donne naissance le plus souvent à deux types de rédies qui évoluent dans la glande digestive du Mollusque :
  • des rédies I qui différencient directement des balles cercariennes ;
  • des rédies I qui produisent des rédies II donnant des cercaires ;
— la cercaire, du type microcerque, produite par les rédies, pénètre activement et s'enkyste chez les Annélides ;
— la métacercaire ingérée se dékyste dans le tube digestif de l'hôte définitif, traverse la muqueuse intestinale et gagne le foie par la cavité générale. Après une phase parasitaire hépatique obligatoire d'une dizaine de jours, le jeune Digène émigre vers le bassinet du rein droit en traversant les tissus rénaux.

B. — *Stades larvaires.*

1. — Miracidium.

a) Développement.

Les Digènes adultes, isolés du rein, peuvent être maintenus facilement en vie pendant 4 à 5 jours dans la solution physiologique, à la température du laboratoire. Il est fréquent d'observer que chaque Trématode pond dans ce milieu entre 200 et 300 œufs.

Source : MNHN, Paris

Les œufs obtenus dans ces conditions sont lavés plusieurs fois et conservés soit sur du papier filtre humide à l'intérieur de boîtes de Pétri, soit dans de petits cristallisoirs de 50 cc remplis d'eau. Dans le milieu liquide, le pourcentage d'œufs subissant une évolution ontogénique normale est cependant plus faible, par suite du développement d'agents pathogènes myceliens ou bactériens.

L'embryogenèse de la larve dure en moyenne 60 jours à la température de + 15° C. La sortie spontanée du miracidium s'observe cependant rarement au bout de ce laps de temps. Il faut le plus souvent attendre 90 jours pour assister à l'émission presque synchrone de tous les miracidiums. Lorsque les œufs sont maintenus à une température de + 10° C, la sortie des miracidiums n'a lieu environ qu'à partir du 120e jour après la ponte.

Le miracidium libre est très actif : il s'observe soit en train de nager près du fond des récipients d'expérimentation, soit en train de ramper sur les substrats divers. Sa durée de vie dans les conditions de laboratoire est environ de 24 heures.

b) Morphologie.

Le miracidium, cilié, présente un corps allongé de 110 × 40 µ en moyenne (fig. 25 A). Les cellules ciliées sont disposées sur quatre étages suivant la séquence : 6, 7, 3, 1.

c) Système excréteur.

Il comprend deux protonéphridies dont les canaux excréteurs débouchent dans la région postérieure du corps entre le deuxième et le troisième étage.

d) Structures argyrophiles.

L'imprégnation au Nitrate d'argent des miracidiums permet de mettre en évidence plusieurs éléments argyrophiles très caractéristiques.

Au niveau du térébratorium d'abord, on note la présence de 6 structures argyrophiles groupées 3 par 3. Cette organisation se retrouve chez tous les miracidiums examinés.

D'autres éléments argyrophiles sont visibles au niveau de l'étage apical. Les cellules de cet étage présentent sur leur bord inférieur une profonde sinuosité, au fond de laquelle un petit élargissement abrite deux éléments sensoriels disposés l'un au-dessus de l'autre.

2. — Sporocyste.

La pénétration du miracidium à l'intérieur du Prosobranche est lente : 24 h après la mise en présence des miracidiums avec les Mollusques, il est fréquent de rencontrer encore des miracidiums qui n'ont pas complètement franchi l'épithélium tégumentaire. Les miracidiums ne s'observent vraiment au sein des tissus du Mollusque que 48 h après le début de l'expérience. La pénétration peut avoir lieu pratiquement sur toute la surface du corps du Mollusque : les coupes histologiques montrent cependant que les miracidiums pénètrent le plus souvent soit au niveau du pied, soit au niveau de la glande digestive.

Une fois dans le corps du Mollusque, le miracidium, qui a perdu ses cils, va se localiser de façon constante entre les *acini* digestives, au voisinage immédiat de la glande génitale (Pl. 16 A). Il se présente alors sous la forme d'une sphère bien visible sur les coupes histologiques, car les noyaux de ses cellules prennent de façon intense les colorants nucléaires. Cette forme larvaire va évoluer très lentement en sporocyste.

L'étude de l'évolution larvaire à l'intérieur du Mollusque a été réalisée à la température de + 15° C. Pendant les deux premiers mois, le sporocyste garde une forme plus ou moins ellipsoïdale. A l'intérieur, on distingue de 5 à 10 balles germinales. Au cours du 3e mois, le sporocyste s'allonge et prend progressivement l'aspect d'un sac qui mesurera 460 × 110 µ lorsqu'il aura atteint son développement maximum (fig. 25 B et Pl. 15 A). Parmi les balles germinales, on distingue alors de 2 à 3 rédies mesurant 150 × 100 µ.

Source : MNHN, Paris

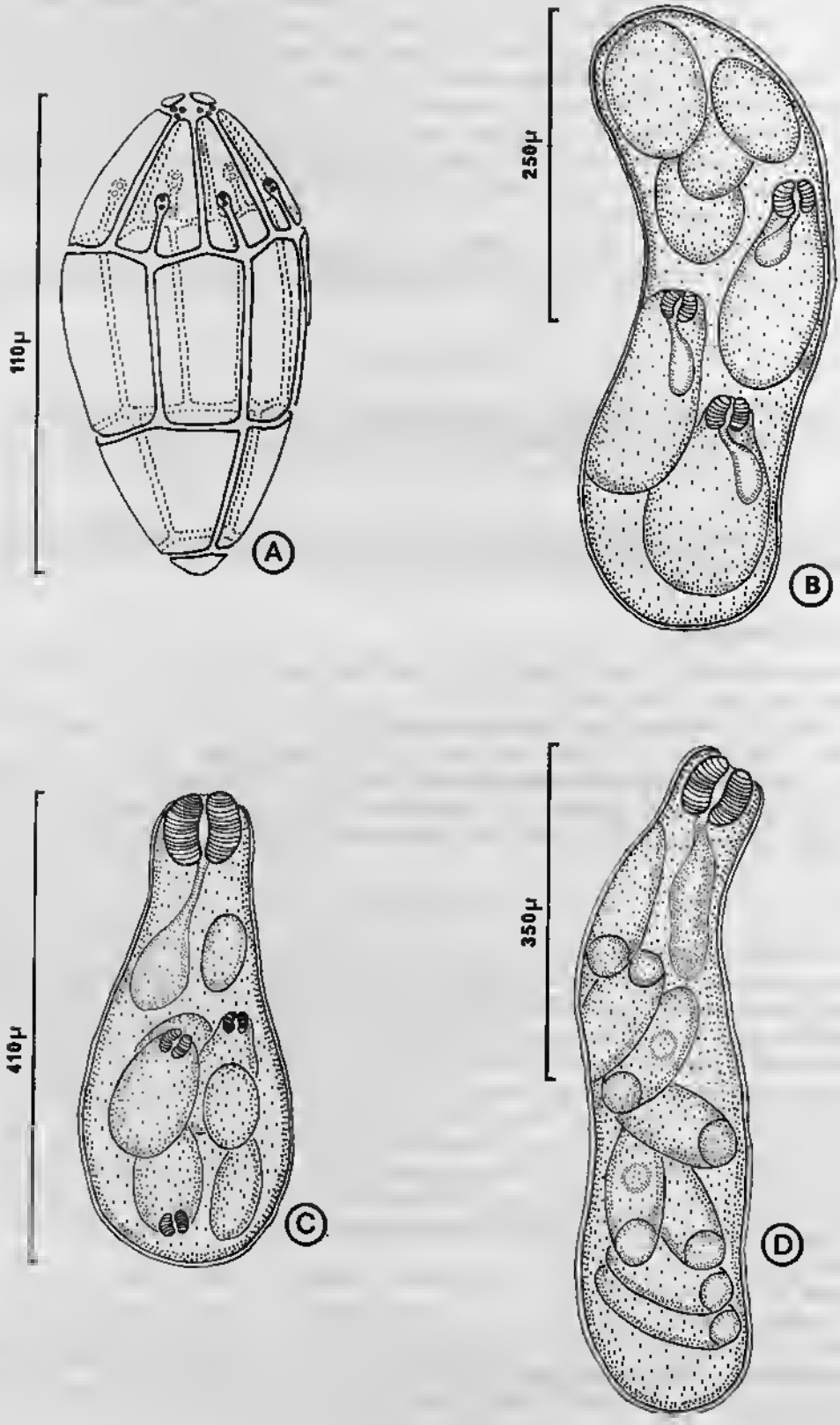


FIG. 25. — *Nephrotrema truncatum*. A : miracidium ; disposition des cellules ciliées — B : sporocyste — C : rédie mère — D : rédie fille.

Source : MNHN, Paris

Les sporocystes isolés du Mollusque et placés dans la solution physiologique se montrent très peu contractiles.

Le sporocyste va persister encore pendant un mois dans les tissus du Mollusque. Chaque sporocyste donne naissance au total à une dizaine de rédies.

3. — Rédie.

Les rédies formées dans le sporocyste ne montrent pas toutes la même évolution.

— Une partie, peu importante, évolue en rédies mères. Leur croissance se poursuit environ pendant quatre mois à la température de + 15° C. Elles se présentent alors sous la forme d'un sac de 410 μ de longueur et de 80 μ de largeur (fig. 25 C et Pl. 15 B). Leur pharynx mesure 70 μ de diamètre en moyenne. Elles renferment à leur maximum de développement de 2 à 4 rédies filles et de 2 à 4 balles germinales. Nous avons pu vérifier que les rédies mères étaient toujours dispersées dans les espaces interacineux de la glande digestive.

— La plus grande partie différencie directement des balles cercariennes. L'évolution de ces rédies, très longue, dure environ 7 mois à + 15° C. Lorsqu'elles ont atteint leur développement maximum, elles mesurent en moyenne 700 μ de longueur et 210 μ de largeur (fig. 25 D et Pl. 15 C).

Leur pharynx, bien développé, a 50 μ de diamètre. Un cæcum digestif de 95 × 50 μ lui fait suite. La rédie renferme de 11 à 20 balles cercariennes non développées. Ces rédies, à la différence des rédies mères, se localisent à la périphérie de la glande sexuelle dont elles se nourrissent préférentiellement. La Planche 16 B montre très nettement la présence de spermatozoïdes dans le cæcum des rédies. Cette agression de la glande génitale se poursuivra jusqu'à la castration totale. Le parasitisme du Mollusque s'accompagne aussi d'une dégénérescence marquée de la glande digestive. Chez les individus fortement parasités, seuls subsistent quelques rares *acini* glandulaires fortement comprimés par les différents stades larvaires intramolluscaux.

Les rédies filles nées des rédies mères montrent la même évolution que celle que nous venons de décrire. Leur différenciation durant également environ 7 mois, celles-ci ne libèrent des bourgeons cercariens que 4 mois après les autres. La dissection de *Bythinella* parasités depuis 10 mois permet de retrouver des rédies avec balles cercariennes se répartissant approximativement dans deux classes de taille. Cette observation confirme les résultats de l'étude de la succession des stades larvaires.

Nous n'avons jamais observé la présence de cercaires différenciées à l'intérieur des rédies parvenues à leur développement maximum. Ce fait a été parallèlement confirmé chez les Mollusques rencontrés parasités dans la nature. Les cercaires quittent la rédie bien avant l'achèvement de leur morphogenèse et terminent leur différenciation dans l'espace intertissulaire provenant de la dégénérescence de la glande génitale (Pl. 17 A). La différenciation des cercaires à l'extérieur de la rédie dure en moyenne un mois.

Lorsque le développement larvaire se déroule dans les meilleures conditions, il s'écoule, à une température d'expérience de + 15° C, environ 11 mois entre l'infestation du Mollusque et les premières émissions de cercaires.

4. — Cercaire.

a) Morphologie générale.

La cercaire est une cercaire de type microcerque (fig. 26 A et Pl. 12 C). Son corps montre un tégument finement spinulé. Sa queue, plus développée que chez les cercaires de *Skrjabinophyetus*, est couverte de fins poils sur toute sa surface.

Elle est armée d'un stylet (fig. 26 B), de 14 à 16 μ de longueur (moyenne : 15 μ), formé de deux parties : une base, arrondie, et une pointe sclérifiée, en fer de lance, de 6 à 8 μ qui persistera au niveau de la ventouse de la métacercaire.

Source . MNHN, Paris

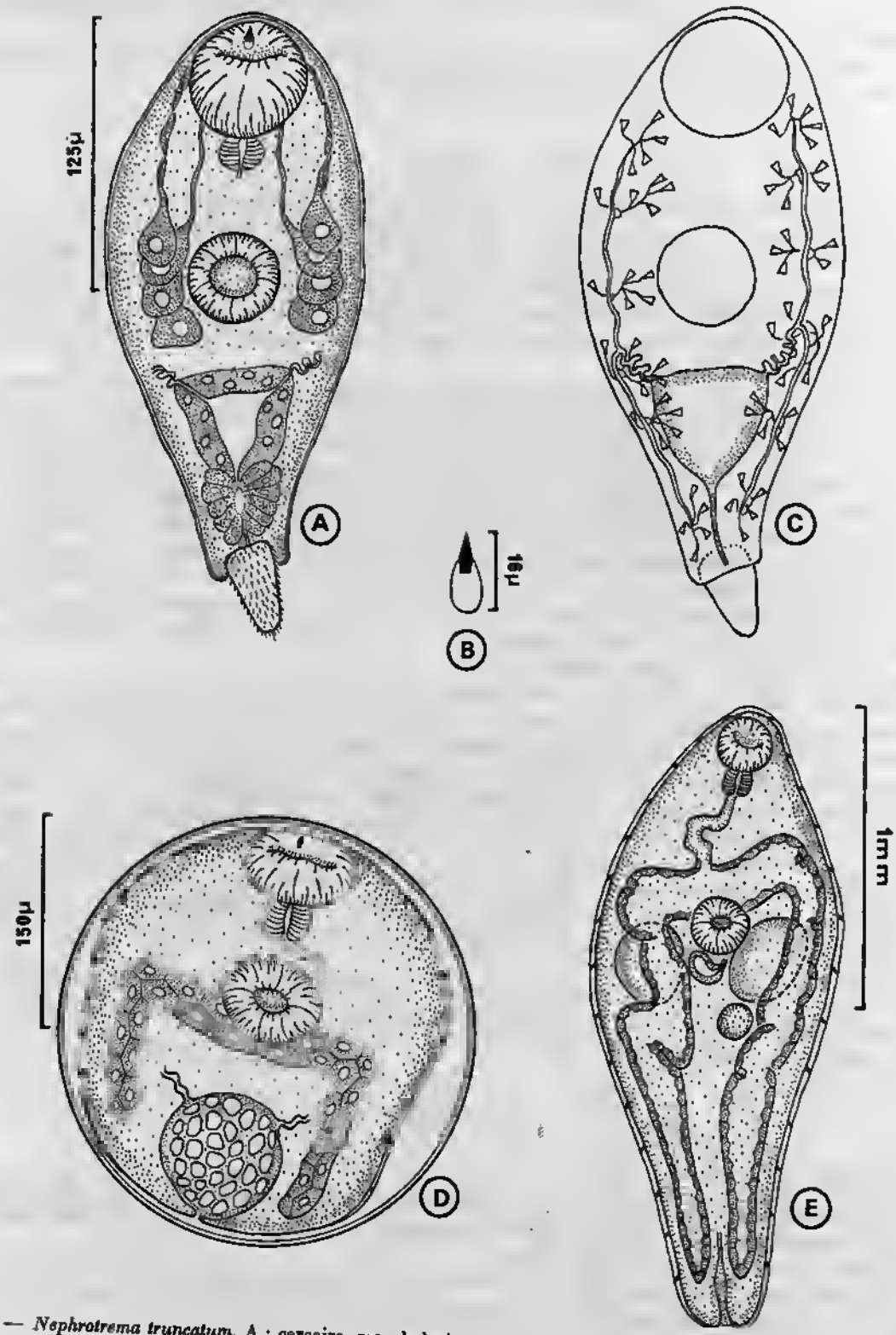


Fig. 26. — *Nephrotrema truncatum*. A : cercaire, morphologie générale — B : stylet de la cercaire — C : cercaire, système excréteur — D : métacercaire infestante — E : postlarve parasite du foie du Vertébré — hôte définitif.

Source : MNHN, Paris

Les mensurations de la cercaire, mesurées sur le vivant, sont les suivantes :

Longueur du corps :	200 — 285 μ
Largeur du corps :	95 — 140 μ
Longueur de la queue :	25 — 45 μ
Largeur de la queue :	15 — 30 μ
Diamètre de la ventouse orale :	60 — 70 μ
Diamètre de la ventouse ventrale :	35 — 50 μ
Rapport ventousaire VO/VV :	1,6
Stylet :	14 — 16 μ.

b) Système digestif.

Il n'est représenté que par un pharynx de 20 μ de diamètre, accolé à la ventouse orale.

c) Glandes de pénétration et cellules kystogènes.

Il existe quatre paires de glandes de pénétration. Ces glandes sont constituées par des cellules disposées en file indienne de part et d'autre de la ventouse ventrale. De chaque côté, trois cellules envoient leur sécrétion dans trois canaux qui longent les parois du corps jusqu'au niveau du stylet. La quatrième cellule (la seconde en partant de l'avant) possède un canal qui chemine indépendamment dans la région centrale, passe très près du pharynx, et contourne dorsalement la ventouse orale pour aller rejoindre les autres canaux.

Les cellules kystogènes, très peu visibles, sont dispersées dans le parenchyme sur toute la surface du corps.

d) Système excréteur.

Le système excréteur (fig. 26 C), du type mésostome, comprend 60 protonéphridies qui se distribuent suivant la formule :

$$2\ [(5 + 5 + 5) + (5 + 5 + 5)] = 60.$$

La vessie, de section plus ou moins quadrangulaire, est située dans la région antérieure de la zone post-acétabulaire. Sa paroi est formée d'un épithélium épais, aux cellules bien distinctes. Elle se prolonge par un fin canal qui débouche ventralement, au niveau de l'insertion de la queue sur le corps.

e) Complexe glandulaire post-acétabulaire.

La région post-acétabulaire, située en arrière de la vessie, est occupée par un important complexe glandulaire. Celui-ci est constitué par plusieurs assises de cellules disposées de façon rayonnante autour d'un pore ventral. Les coupes histologiques sagittales de la cercaire permettent de vérifier que ce pore ventral représente le débouché d'un fin canal qui draine les produits de sécrétion des cellules les plus profondes. Ce complexe glandulaire peut être assimilé à une glande acineuse du type simple.

Nous préciserons, au moment de l'étude du comportement de la cercaire, le rôle joué par la sécrétion de cette glande au cours de l'infestation de l'hôte vecteur.

f) Chétotaxie (fig. 27).

α — Région céphalique.

* Papilles de la bouche.
C_I = 1 C_I V, 1 C, L, 1 C_I D
C_{II} = 1 C_{II} 0, 1 C_{II} 0, 9 à 12 C_{II} 2
C_{III} = 3 C_{III} 1, 3 à 4 C_{III} 2, 3 à 6 C_{III} 3.
* Papilles du stylet.
St = 20 à 30 St 1, 6 à 8 St D1, 4 à 6 St D 2.

Source . MNHN, Paris

β — Corps.

A_I = 1 à 2 A_I V, 2 à 6 A_I L, 1 à 2 A_I D
A_{II} = 1 à 2 A_{II} V, 2 à 4 A_{II} L, 1 à 4 A_{II} D
A_{III} = 1 A_{III} V
M = 1 à 2 M V, 2 à 5 M L, 1 à 2 M D
P_I = 1 P_I V, 1 P_I L, 1 P_I D
P_{II} = 1 P_{II} V
P_{III} = 1 P_{III} V
P_{IV} = 1 P_{IV} L, 1 P_{IV} D.

γ — Acétabulum.

S = 4 à 6 S_I, 9 à 10 S_{II}, 6 S_{III}.

δ — Queue.

U = une papille ventrale.

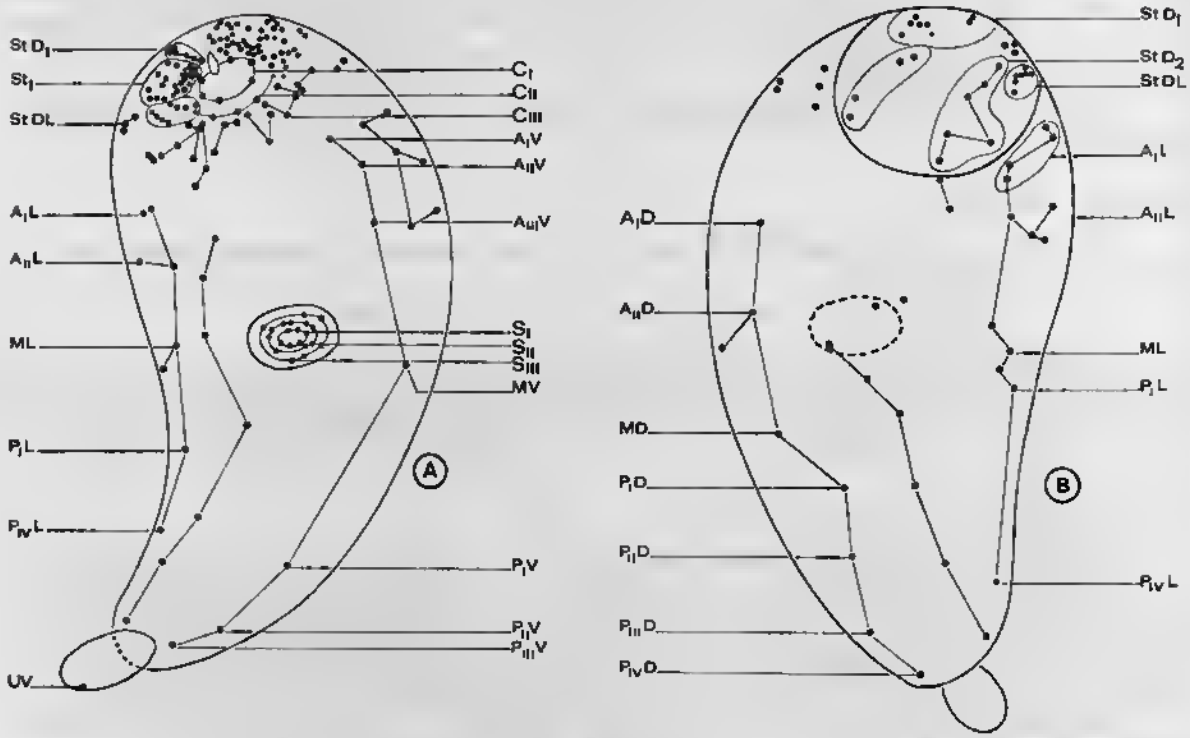


FIG. 27. — *Nephrotrema truncatum*. Chétotaxie de la cercaire. A : vue ventrale — B : vue dorsale.

ε — Interprétation.

La chétotaxie de la cercaire de *N. truncatum* ne peut être rapprochée que de celle de *S. neomydis* et de *S. soricis*. Nous avons précisé plus haut les caractères chétotaxiques communs aux trois cercaires permettant de conclure à une parenté taxonomique des genres *Nephrotrema* et *Skrjabinophyetus*.

De même que dans le cas de *S. neomydis* et *S. soricis*, les données chétotaxiques concernant *N. truncatum* ne peuvent être utilisées pour définir l'appartenance familiale exacte du genre *Nephrotrema*. Nous ne possédons pas en effet de documents chétotaxiques sur les cercaires des familles (*Tro-*

Source : MNHN, Paris

glotrematidae, Nanophyetidae, Paragonimidae) où le genre trouve place suivant les classifications.

Sur le plan suprafamilial, la présence chez *Nephrotrema* des caractères apparemment spécifiques des *Allocreadioidea*, à savoir 1 C_I D, 1 C_{II} 0, 0 ou 1 A_I D et 2, 3 ou 4 cycles acétabulaires permettrait de classer ce genre dans cette superfamille.

g) Comportement.

Après leur émission, les cercaires rampent sur les substrats. Il est extrêmement rare que les cercaires évoluent en pleine eau.

Les infestations expérimentales montrent que la pénétration de la cercaire chez le deuxième hôte est très rapide. Dès que celle-ci est entrée en contact avec son hôte (Annélide), elle ne s'en détache plus. La cercaire se déplace rarement à la surface du corps de l'Annélide : la pénétration a lieu le plus souvent au niveau du point de rencontre avec l'hôte. Avant de commencer sa migration dans les téguments, la cercaire s'entoure de filaments extrêmements ténus, formés par son complexe glandulaire post-acétabulaire. Ces filaments, fixés à l'Annélide, évitent à la cercaire d'être détachée de la zone de pénétration par les contractions du corps de l'hôte.

Ce mode de pénétration de la cercaire est à rapprocher de celui observé chez certaines espèces de *Microphallidae* (*Megalophallus carcini* notamment) et de *Lecithodendriidae* (*Acanthatrium oregonense*). Prevot (1974) et Burns (1961) ont en effet montré respectivement pour ces deux espèces que la pénétration de la cercaire dans les téguments de l'bôte était toujours précédée par la sécrétion d'une capsule muqueuse externe adhérant très fortement à la cuticule de l'hôte.

Après sa pénétration dans le corps de l'Annélide, la métacercaire s'enkyste soit dans la musculature, soit dans la cavité générale selon les espèces.

4. — Métacercaire.

La métacercaire est entourée d'un kyste sphérique, peu épais.

Son évolution, après l'enkystement, est essentiellement caractérisée par la différenciation du système digestif et par un accroissement de taille du corps, des ventouses et de la vessie.

La métacercaire est infestante en moyenne trois semaines après la pénétration, à la température de + 15° C. La morphologie de la métacercaire infestante est relativement simple (fig. 26 D et Pl. 17 B) : elle est dépourvue d'organes génitaux différenciés ; elle montre deux ventouses subégales ; le système digestif comprend un pharynx volumineux, un œsophage et deux cæcums digestifs (les cellules de la paroi des cæcums ne ménagent pas encore d'espace entre elles, de telle sorte que les branches digestives apparaissent pleines) ; une vessie sacciforme importante occupe la région postérieure. La pointe du stylet de la cercaire est toujours bien visible au niveau de la ventouse orale.

Les dimensions moyennes de la métacercaire infestante, mesurées chez 20 larves vivantes, sont :

Diamètre du kyste :	270 µ
Épaisseur du kyste :	5 µ
Ventouse orale :	90 µ
Ventouse ventrale :	90 µ
Diamètre du pharynx :	30 µ
Diamètre des cæcums digestifs :	35 µ
Vessie :	80 × 130 µ.

C. — *Détermination du spectre des Mollusques - hôtes.*

Nous avons essayé d'infester avec le miracidium de *N. truncatum* les principaux Mollusques aquatiques présents dans nos biotopes d'altitude pyrénéens. Les tentatives d'infestation réalisées chez les espèces suivantes se sont toujours soldées par un échec :

Galba truncatula ;
Ancylus fluviatilis ;
Pisidium sp.

Source : MNHN, Paris

Les infestations par contre ont toujours été positives chez deux espèces d'*Hydrobiidae* :

Bythinella reyniesii ;

Bythinella rubiginosa (Boubee, 1833).

L'observation à la loupe binoculaire du comportement des miracidiums mis en présence des deux espèces de *Bythinella* montre que celles-ci exercent une attraction particulièrement marquée sur la larve. Une heure après le début de l'expérience, on n'observe plus aucun miracidium dans l'eau du cristallisoir d'expérimentation.

Il suffit alors d'enlever la coquille des Mollusques pour vérifier que les miracidiums se déplacent à la surface de leur corps.

L'association dans les récipients d'expérimentation des deux espèces de *Bythinella* avec un lot de miracidiums de *N. truncatum* ne nous a pas permis de mettre en évidence l'existence d'une attraction différente des deux espèces. Le miracidium ne manifeste pas de tropisme préférentiel en faveur de l'une des deux espèces. La dissection des Mollusques, un mois après l'infestation, permet de retrouver chez les deux espèces un nombre total très voisin de sporocystes.

D. — *Influence de la température sur l'évolution larvaire chez le Mollusque.*

L'espèce *B. reyniesii* colonise dans les Pyrénées des biotopes variés, au niveau desquels la température de l'eau peut présenter des différences assez importantes. Il en résulte que les stades larvaires parasites du Mollusque n'évoluent pas à la même vitesse selon le biotope considéré.

Nous avons étudié le développement larvaire chez l'espèce *B. reyniesii* aux températures de + 10° C et de + 15° C et chez l'espèce *B. rubiginosa* à + 23° C.

L'expression graphique des résultats a été portée sur la figure 28 en considérant l'inverse de la vitesse du développement 20/Dl en fonction de la température. Le développement larvaire Dl correspond à la durée totale d'évolution chez le Mollusque jusqu'à l'émission des cercaires.

La courbe met en évidence l'existence d'une vitesse de développement très lente à des températures égales ou inférieures à + 15° C. L'évolution larvaire à l'intérieur du Mollusque dure 11 mois à + 15° C et 13 mois à + 10° C. Par contre, on assiste, pour une température d'expérience de + 23° C, à une accélération particulièrement marquée du développement larvaire, ce dernier se déroulant en 3 mois.

A la température de + 23° C, on peut noter, outre une réduction de la durée de développement, quelques différences dans l'organogenèse :

— les stades larvaires parasites atteignent des tailles beaucoup plus importantes : les sporocystes et les rédies avec bourgeons cercariens mesurent respectivement 700 μ et 1 100 μ de longueur ;

— on n'observe pas la formation d'une génération de rédies mères. Un mois après l'infestation, le sporocyste commence à libérer des rédies qui donneront toutes naissance au bout de 45 jours à des cercaires. Ces dernières achèveront leur différenciation à l'extérieur de la rédie en 15 jours avant d'être émises dans l'eau.

E. — *Détermination du spectre des deuxièmes hôtes.*

Nous avons tenté la contamination avec la cercaire de *Nephrotrema truncatum* des espèces animales les plus couramment rencontrées dans les cours d'eau de notre région.

Les infestations réalisées chez les représentants des groupes zoologiques suivants se sont toujours soldées par un échec :

Mollusques :

Galba truncatula ;

Ancylus fluviatilis ;

Pisidium sp.

Source : MNHN, Paris

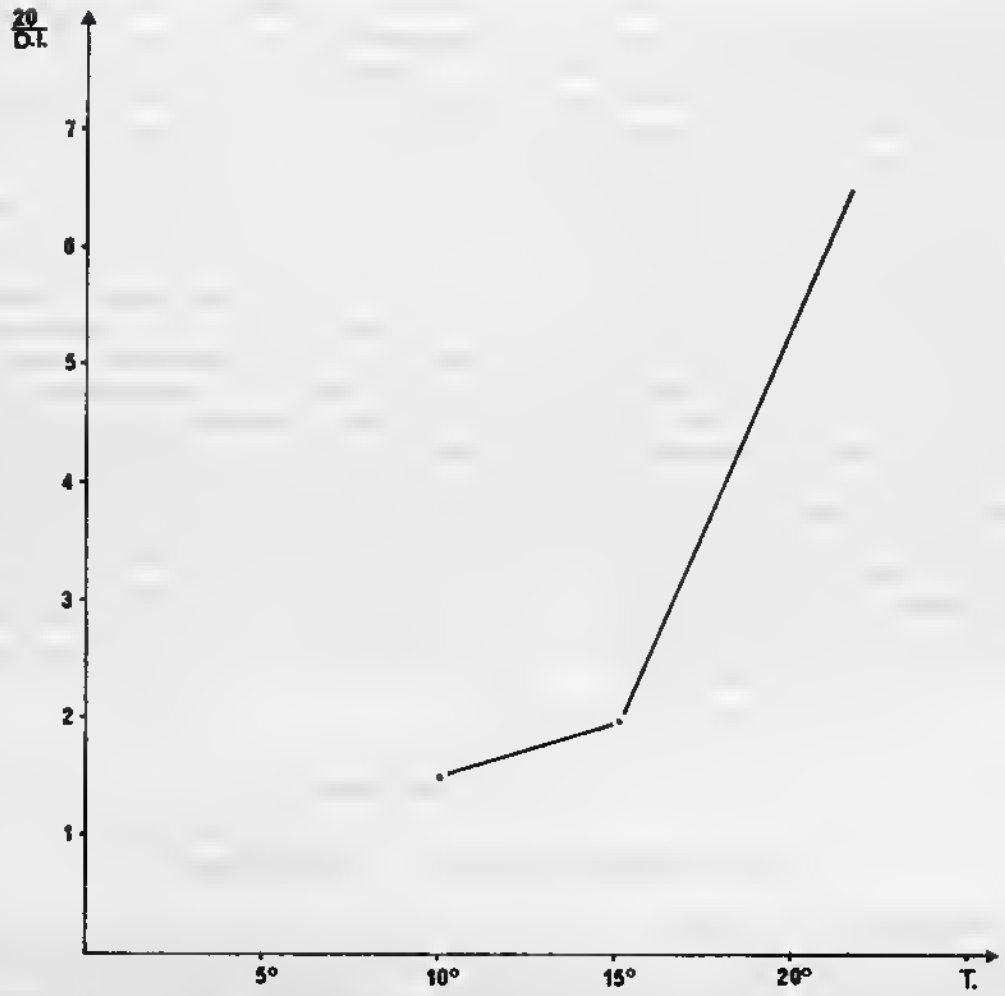


FIG. 28. — *Nephrotrema truncatum*. Variation de 20/D.L. (durée totale d'évolution du parasite chez le Mollusque jusqu'à l'émission cercarienne) en fonction de la température.

Insectes :

Larves d'Éphéméroptères (*Ecdyonurus* sp., *Ephemerella* sp.) ;
Larves de Diptères (*Simulium* sp.) ;
Larves de Trichoptères *Limnephilidae* et *Rhyacophilidae* ;
Larves de Plécoptères *Perlodidae* et *Perlidae*.

Crustacés :

Amphipodes (*Gammarus*) ;
Copépodes (*Cyclops*).

Vertébrés :

Têtards de *Rana temporaria* ;
Têtards de *Alytes obstetricans* ;
Alevins de *Salmo fario*.

Les infestations par contre se sont révélées positives chez deux espèces de la classe des Annélides :

Erpobdella octoculata ;
Tubifex sp.

Source : MNHN, Paris

Il aurait été souhaitable de pouvoir tenter l'infestation de plusieurs autres espèces d'Annélides communes de notre région. Nous n'avons pu malheureusement disposer d'une quantité suffisamment importante de cercaires de *N. truncatum* pour tester un spectre très étendu de deuxièmes hôtes.

L'enkystement a lieu au niveau de la musculature longitudinale chez *Erpobdella* et dans la cavité générale chez *Tubifex*. Chez les Sangsues infestées soit expérimentalement, soit dans les conditions naturelles, 90 % des métacercaires sont rencontrées sur la face ventrale du corps.

La contamination des Annélides n'a pu être réussie qu'avec les cercaires de *N. truncatum* émises par *B. reyniesii*. Les nombreuses infestations tentées avec les cercaires produites par *B. rubiginosa* se sont en effet toutes révélées négatives : même si ces cercaires viennent au contact de l'Annélide (*Erpobdella* ou *Tubifex*), elles ne manifestent aucun mouvement de pénétration et ne tardent pas à se détacher de l'hôte. A la lumière de cette observation, il semblerait que les cercaires formées chez *B. rubiginosa* aient perdu leur pouvoir infestant. Les cercaires ne se différencient cependant par aucun caractère morphologique ni anatomique de celles issues de *B. reyniesii*. Leur comportement ne montre de même aucune divergence. La perte des potentialités infestantes pourrait être en rapport soit avec la valeur de la température d'évolution des stades intramolluscaux, soit avec la nature du milieu — hôte où s'effectue l'organogenèse larvaire. Dans la première hypothèse, la température de + 23° C représenterait une température d'évolution trop élevée pour le parasite, dans la deuxième hypothèse, l'hôte *B. rubiginosa* devrait être considéré comme un milieu trophique carencé ne permettant pas une ontogenèse normale de la cercaire.

Nous devons à la vérité de préciser que les tentatives d'infestations par les cercaires issues de *B. rubiginosa* ont été faites nécessairement à une température de + 15° C, donc assez nettement inférieure à celle de leur développement.

F. — *Infestation de l'hôte définitif.*

1. — Voie de migration du parasite chez l'hôte définitif.

La localisation rénale du Digène adulte et sa présence exclusivement dans le rein droit de son hôte préjugeaient de l'existence d'une voie de migration complexe chez le Vertébré. Des infestations expérimentales répétées de Musaraignes (*Neomys fodiens* et *Crocidura russula*) nous ont permis de connaître avec précision les modalités d'infestation de l'hôte Vertébré.

Le processus d'infestation, identique chez les deux espèces de *Soricidae*, se déroule selon les modalités suivantes :

— la dissection des Musaraignes, 4 jours après l'ingestion de métacercaires de *Nephrotrema*, révèle la présence de parasites dans la cavité générale, au niveau de la zone pancréatique. Dans quelques cas, nous avons rencontré des individus en train de traverser la musculature duodénale. Ces formes rencontrées dans la cavité générale mesurent en moyenne 1,250 mm de longueur et 0,900 mm de largeur. Leur organisation interne montre des cæcums digestifs importants, à lumière bien visible, et l'ébauche des glandes sexuelles ;

— chez les Musaraignes infestées depuis 15 jours, deux localisations différentes du Digène peuvent être mises en évidence :

- Certains individus (fig. 26 E) sont rencontrés à l'intérieur des lobes hépatiques droits surmontant le rein droit. Ces post-larves mesurent environ 2,300 mm de longueur et 1,200 mm de largeur : leurs cæcums digestifs, contournés et remplis de sang, ont pris un développement très important ; les glandes génitales et la poche du cirre apparaissent bien différenciées ; quelques follicules vitellins sont visibles par endroits. La présence de sang dans le tube digestif des post-larves témoigne de l'importance sur le plan trophique de cette phase hépatique.
- D'autres individus, de taille et de morphologie semblables aux formes hépatiques, s'observent dans la cavité générale, fixés sur les lobes du foie et du pôle apical du rein droit. Les parasites rencontrés dans la cavité générale possèdent des cæcums remplis de sang, ce qui permet de conclure

Source : MNHN, Paris

qu'il s'agit d'individus provenant du foie. Nous avons eu par ailleurs la chance de rencontrer, à plusieurs reprises, des parasites en train de migrer du foie dans la cavité générale et qui n'étaient pas complètement extraits du foie.

— L'autopsie de Musaraignes infestées depuis 20 jours révèle que la plupart des Digènes occupent leur microbiotope définitif, le bassinet du rein droit. Les parasites migrent vers le bassinet en traversant l'ensemble des tissus rénaux à partir du pôle apical du rein. Ce cheminement à travers les tissus dure en moyenne de 3 à 4 jours. La zone de progression dans le rein demeure toujours fortement sclérosée chez les Musaraignes infestées et permet de diagnostiquer sans erreur l'existence de la parasitose :

— un mois après l'infestation, les Digènes rencontrés dans le rein ont terminé leur croissance et leur maturation sexuelle : la vessie des Musaraignes renferme en effet fréquemment des œufs du parasite, 30 jours après l'infestation. Les œufs sont éliminés à l'extérieur avec les urines.

Le contrôle du parasitisme de Musaraignes gardées en captivité nous a permis de vérifier que la longévité du Digène pouvait atteindre au minimum 9 mois.

Nous avons représenté de façon schématique sur la figure 29 la migration de *N. truncatum* chez son hôte définitif et la voie de sortie des œufs du parasite.

La présence d'une *phase parasitaire hépatique obligatoire* dans le cycle de *N. truncatum* constitue un trait remarquable de sa biologie. Un tel mode d'évolution fournit l'explication tant recherchée à la localisation constante du parasite dans le rein droit de son hôte.

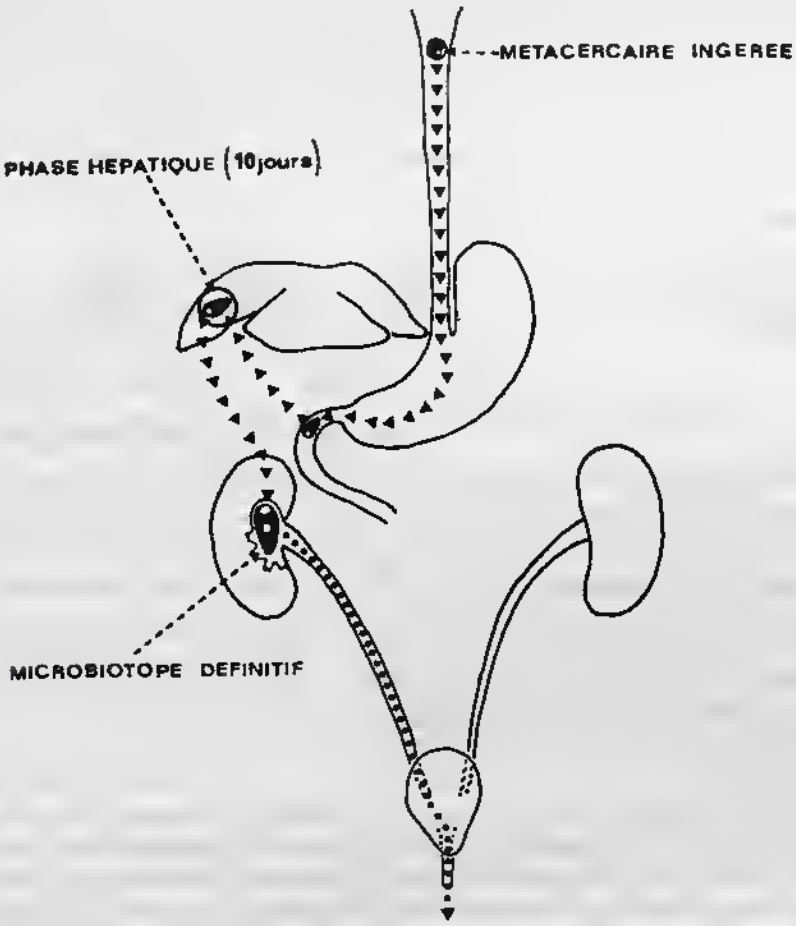


FIG. 29. — *Nephrotrema truncatum*. Représentation schématique de la migration du Digène (flèches) chez l'hôte définitif et de la voie d'émission des œufs (points) dans le milieu extérieur.

Source : MNHN, Paris

La voie de migration d'un Digène rénal à l'intérieur de l'hôte Vertébré est décrite pour la première fois. Parmi les cycles d'Helminthes rénaux, celui du Nématode *Dictyophyme renale*, parasite du rein des Mustelidés, est aussi connu dans sa totalité. Il est remarquable de préciser que le trajet suivi par cette espèce pour gagner le rein est le même que celui que nous avons mis en évidence chez *N. truncotum*.

2. — Immunisation de l'hôte définitif.

a) Données épidémiologiques.

Les populations naturelles de *N. truncatum* chez l'hôte Vertébré (voir quatrième partie, chapitre III) sont caractérisées par une fréquence (hôtes parasités pour cent) relativement élevée (de l'ordre de 50 %) et par une densité (nombre de parasites par hôte) très faible (voisine de 1,3). Ces deux paramètres épidémiologiques s'écartant nettement de ceux observés dans le cas des quatre autres distomatoses, nous avons cherché à savoir si la distribution de *Nephrotrema* dans la population de l'hôte répondait à une distribution de Poisson. Cette analyse statistique a été réalisée chez une population de 110 *Neomys fodiens* capturés dans plusieurs stations de Basse Cerdagne offrant des caractéristiques écologiques très voisines.

Nous donnons ci-dessous (tableau 6) une comparaison des effectifs observés aux effectifs calculés d'après la loi de Poisson. Les effectifs calculés pour chaque valeur de r (nombre de *Nephrotrema* par individus) sont établis d'après les probabilités données par la formule $e^{-m}\left(1 + \frac{m}{1} + \frac{m^2}{2} + \ldots \frac{m^r}{r!}\right)$, (« e » représente la base normale des logarithmes et « m » le nombre moyen de parasites par hôte soit 1,39).

Tableau 6.

Nombre de *Nephrotrema* = r		0	1	2	3	r > 3
Neomys fodiens	Effectif observé = o	53	18	17	9	13
	Probabilité	0,2491	0,3462	0,2408	0,1114	0,0527
	Effectif calculé = c	27,4	38,1	27	12,2	5,8

Le calcul du χ^2 ($\chi^2 = \Sigma \frac{(o - c)^2}{c} = 44$) met en évidence que la répartition observée s'écarte nettement de la distribution poissonienne. Il y a une probabilité inférieure à 0,1 % pour que la distribution de *Nephrotrema* observée chez son hôte Vertébré soit due uniquement au hasard.

A la lecture du tableau, notre attention est surtout attirée par la valeur de la fréquence des Musaraignes non parasitées de la population naturelle par rapport à celle calculée. Le rapport entre les deux valeurs est en effet très voisin de 2 $\left(\frac{53}{27,4} \simeq 2\right)$. Les particularités de la distribution observée suggèreraient la mise en jeu d'un processus de réduction de la population de *Nephrotrema* au moment de la transmission vecteur — hôte définitif.

b) Données expérimentales.

Les recherches en laboratoire nous ont permis de préciser le mode d'action du processus réducteur. Il ressort en effet de nos expériences d'infestation qu'une Musaraigne déjà parasitée par *N. truncatum* ne peut être infestée une deuxième fois. Les dissections, après réinfestation, de Musaraignes déjà parasitées expérimentalement (*C. russula*) ou de Musaraignes infestées naturellement (*N. fodiens*) ne nous ont jamais livré de parasites ni dans le rein, ni en cours de migration. Même les autopsies faites 4 jours après la réinfestation demeurent négatives.

Source : MNHN, Paris

La protection contre une deuxième agression parasitaire s'observe aussi après la mort du parasite. Ce fait a pu être mis en évidence chez des *Neomys fodiens* infestées dans la nature et gardées en captivité pendant de très longues périodes :

Infestation le 8.VII.1974 avec 10 métacercaires de *N. truncatum* d'une *Neomys fodiens* capturée en octobre 1973.

Dissection le 24.VII.1974 soit (16 jours après).

Nous ne trouvons aucun parasite ni dans le foie, ni en voie de migration. Le rein droit de la Musaraigne montre par contre des zones de sclérose ayant pour origine une parasitose à *Nephrotrema*. Néanmoins, la dissection du rein ne nous livre pas de parasites vivants, mais deux *Nephrotrema* nécrosés et de nombreux œufs inclus dans les tissus.

Deux autres expériences d'infestation de Musaraignes indemnes au moment de la contamination, mais ayant subi par le passé une parasitose à *Nephrotrema*, se sont soldées par un échec.

Une Musaraigne ayant contractée la distomatose à Nephrotrema *semble donc pouvoir être protégée pendant toute sa vie contre une deuxième infestation.*

c) Interprétation des résultats.

Le processus de défense de la Musaraigne mis en évidence n'est pas sans rappeler *les mécanismes de protection de nature immunologique.*

Les résultats que nous avons obtenus semblent attester de l'existence d'un facteur léthal circulant chez les Musaraignes parasitées. Ce facteur est particulièrement actif, puisque nous n'avons pas retrouvé, après réinfestation, de parasites émigrant vers le foie. La longévité de *Nephrotrema truncatum* montre que cet « anticorps » est cependant inactif sur les formes adultes du parasite. L'existence d'un anticorps spécifique de stade (actif sur les formes jeunes seulement) a été récemment démontrée dans la Bilharziose expérimentale par Capron (1974).

Seules des études immunologiques précises permettront de révéler la nature exacte des mécanismes de défense mis en jeu par l'hôte et leur mode d'action sur les cellules du parasite.

III. — Modalités du cycle dans la nature.

Dans la nature, les différents stades parasites de *Nephrotrema truncatum* ont été rencontrés chez les hôtes suivants :

Premier hôte intermédiaire :	*Bythinella reyniesii*
Deuxièmes hôtes intermédiaires :	*Erpobdella octoculata*
	Tubifex sp.
Hôtes définitifs :	*Neomys fodiens*
	Sorex araneus.

Bien que le Mollusque *Bythinella rubiginosa* se soit révélé réceptif dans les conditions expérimentales, nous n'avons jamais trouvé cette espèce parasitée dans la nature. Comme nous le soulignerons dans la partie écologique, *B. rubiginosa*, qui est une espèce sténotherme chaude, n'a jamais été recensée dans l'aire d'endémie de la distomatose, dont les limites altitudinales coïncident très exactement avec celles de l'aire de distribution de *N. fodiens* et *S. araneus*. *B. rubiginosa* n'a été rencontré dans notre région qu'à basse altitude, dans l'aire de *Crocidura russula*. Or, l'enquête épidémiologique montrera que cette Musaraigne n'est pas parasitée dans notre région par *N. truncatum*.

La découverte de la métacercaire chez deux espèces seulement d'Annélides semblerait indiquer que *N. truncatum* présente une spécificité étroite à l'égard du deuxième hôte. Nous pensons cependant que le spectre d'hôtes effectifs *est vraisemblablement plus large* et doit inclure plusieurs autres espèces d'Annélides. La découverte, dans plusieurs pays d'Europe, de *N. truncatum* chez des Vertébrés (Taupe et Crocidure) ne recherchant pas obligatoirement leur nourriture dans l'eau, laisserait penser que des Annélides à mœurs amphibies puissent aussi héberger la métacercaire du Digène.

Source : MNHN, Paris

Chapitre cinquième

EURYHELMIS SQUAMULA
(Rudolphi, 1819)

I. — Généralités.

Le genre *Euryhelmis* Poche, 1926 comprend cinq espèces parasites du tube digestif de Mammifères Carnivores. L'une a été signalée à la fois en Europe et en Amérique du Nord : *E. squamula* (Rudolphi, 1819). Les quatre autres sont connues d'Amérique du Nord ou Centrale.

Seuls les cycles de deux espèces sont actuellement décrits dans leur totalité : celui de *E. monorchis* Ameel, 1938 et celui de *E. squamula*. Ces deux cycles, élucidés en Amérique, montrent les parentés suivantes :

— le premier hôte intermédiaire est représenté par un Mollusque Prosobranche ;
— les cercaires, du type parapleurolophocerque, sont très proches sur le plan anatomique ;
— les métacercaires se rencontrent dans le tissu sous-cutané des Amphibiens.

L'étude comparée de la cercaire de *E. squamula* étudiée par les auteurs américains et de la cercaire que nous décrivons ci-dessous révèle cependant une différence qui nous paraît fondamentale : la cercaire décrite en Europe, et elle seule, possède deux ocelles bien différenciés persistant pendant très longtemps chez la métacercaire.

Ce caractère nous conduit à penser que la cercaire décrite en Amérique n'appartient pas à l'espèce *E. squamula* car il est improbable qu'un même Digène possède des cercaires ocellées ou non suivant le continent. Par ailleurs, l'identification des Digènes adultes américains à l'espèce *E. squamula* a déjà été mise en doute par plusieurs auteurs. L'espèce américaine, décrite jusqu'ici sous le nom de *E. squamula*, appartient donc vraisemblablement à une nouvelle espèce.

Nous avons publié dans un récent travail (Combes, Journane et Richard, 1974) les modalités de l'évolution de *E. squamula* dans les Pyrénées. Nous reprenons en les résumant les principaux résultats de nos recherches expérimentales sur ce cycle.

II. — Recherches expérimentales.

A. — *Schéma du cycle.*

D'après nos recherches, le cycle de *Euryhelmis squamula* se déroule dans les Pyrénées comme suit :

— l'œuf est éliminé avec les fèces dans l'eau ;
— le miracidium évolue chez le Mollusque Prosobranche *Bythinella reyniesii* en sporocyste qui donne lui-même naissance à des rédies se développant dans l'hépato-pancréas ;
— les cercaires parapleurolophocerques produites par les rédies quittent le Mollusque et pénètrent activement dans la peau de *Rana temporaria* où elles s'enkystent ;
— l'hôte définitif s'infeste en ingérant les Grenouilles parasitées.

Source : MNHN, Paris

B. — *Stades larvaires.*

1. — Rédie.

Les rédies se développent au cœur de la glande digestive du Mollusque. Elles ont la forme de sacs ellipsoïdes (fig. 30 C), blanchâtres, très peu mobiles, de 400 à 700 μ de longueur sur 100 à 150 μ de largeur.

Le système digestif est représenté par un pharynx de très petite taille (25 μ de diamètre) et un tube digestif se présentant sous la forme d'un minuscule sac coloré en jaune orangé par les produits ingérés.

2. — Cercaire.

a) Morphologie générale.

La cercaire (fig. 30 A) s'apparente au type Parapleurolophocerque de Sewell (1922). Son corps est allongé. Son tégument est spinulé sur toute sa surface. Dorsalement, de part et d'autre du pharynx, la cercaire présente deux tâches oculaires.

La ventouse orale, terminale, est armée de deux couronnes de petites épines. L'acétabulum est absent.

La queue, très longue, possède deux membranes ondulantes.

Les dimensions de la cercaire, mesurées sur le vivant, sont :

Longueur du corps :	170 à 200 μ
Largeur du corps :	70 à 85 μ
Longueur de la queue :	240 à 310 μ
Largeur de la queue :	25 à 40 μ
Largeur de la membrane ondulante :	5 μ
Diamètre de la ventouse orale :	40 à 50 μ

b) Le système digestif.

Le système digestif n'est représenté que par un pharynx globuleux de 12 μ de diamètre.

c) Glandes de pénétration et cellules kystogènes.

Les glandes de pénétration comprennent 6 paires de cellules situées latéralement, au niveau du milieu du corps.

d) Système excréteur.

Le système excréteur (fig. 30 B), du type mesostome, est formé par 24 cellules organisées comme suit :

$$2\ (2 + 2 + 2) + (2 + 2 + 2)$$

La vessie, bien développée, a une forme parallélépipédique.

e) Chétotaxie (fig. 31).

α — Région céphalique.

$C_I = 2\ C_I$ V accolées

$C_{II} = 2\ C_{II}$ 1, 1 C_{II} 2, 1 C_{II} 3

Source . MNHN, Paris

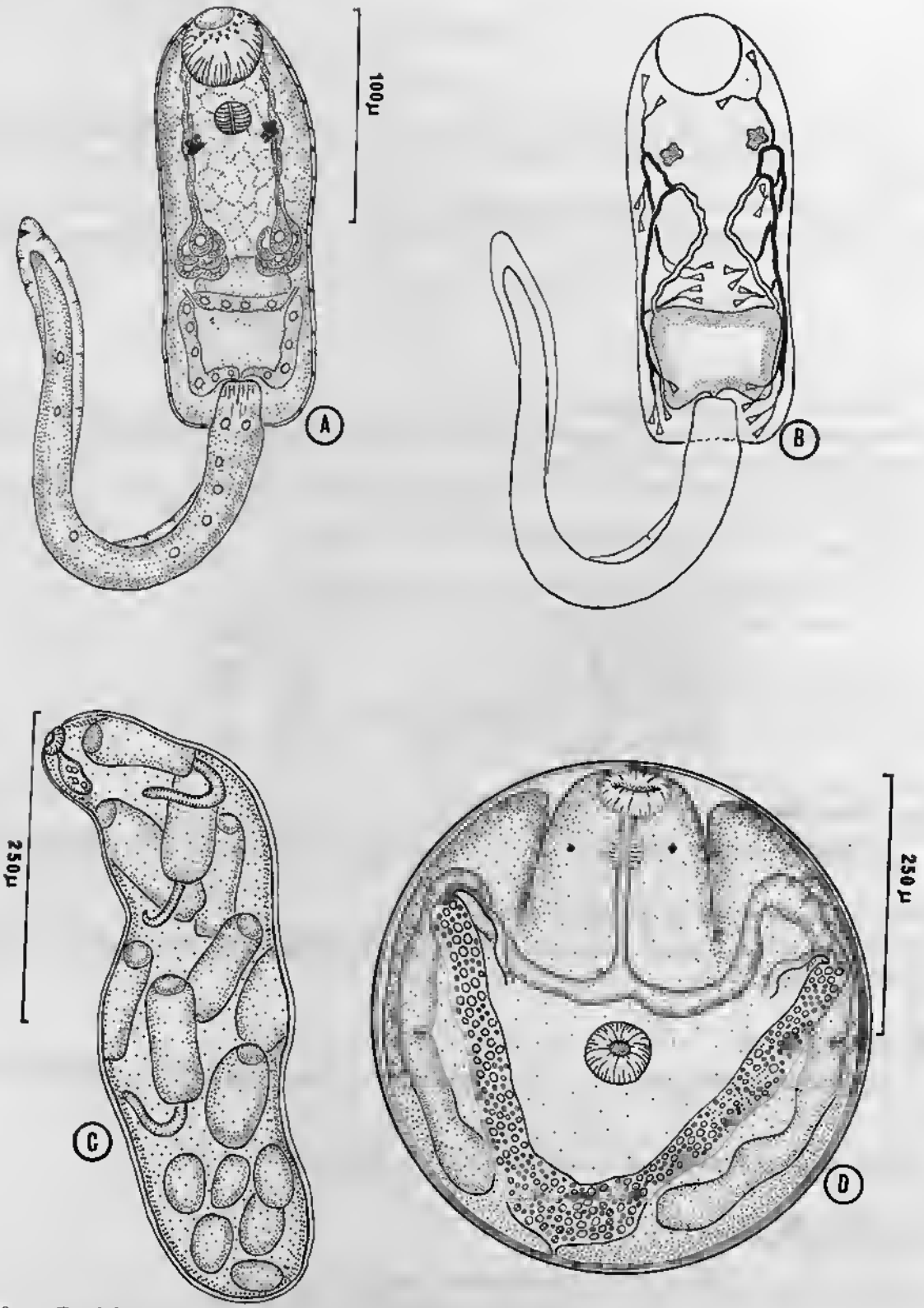


Fig. 30. — *Euryhelmis squamula*. A : cercaire, morphologie générale — B : cercaire, système excrétsur — C : rédie avec balles cercariennes — D : métacercaire infestante.

Source : MNHN, Paris

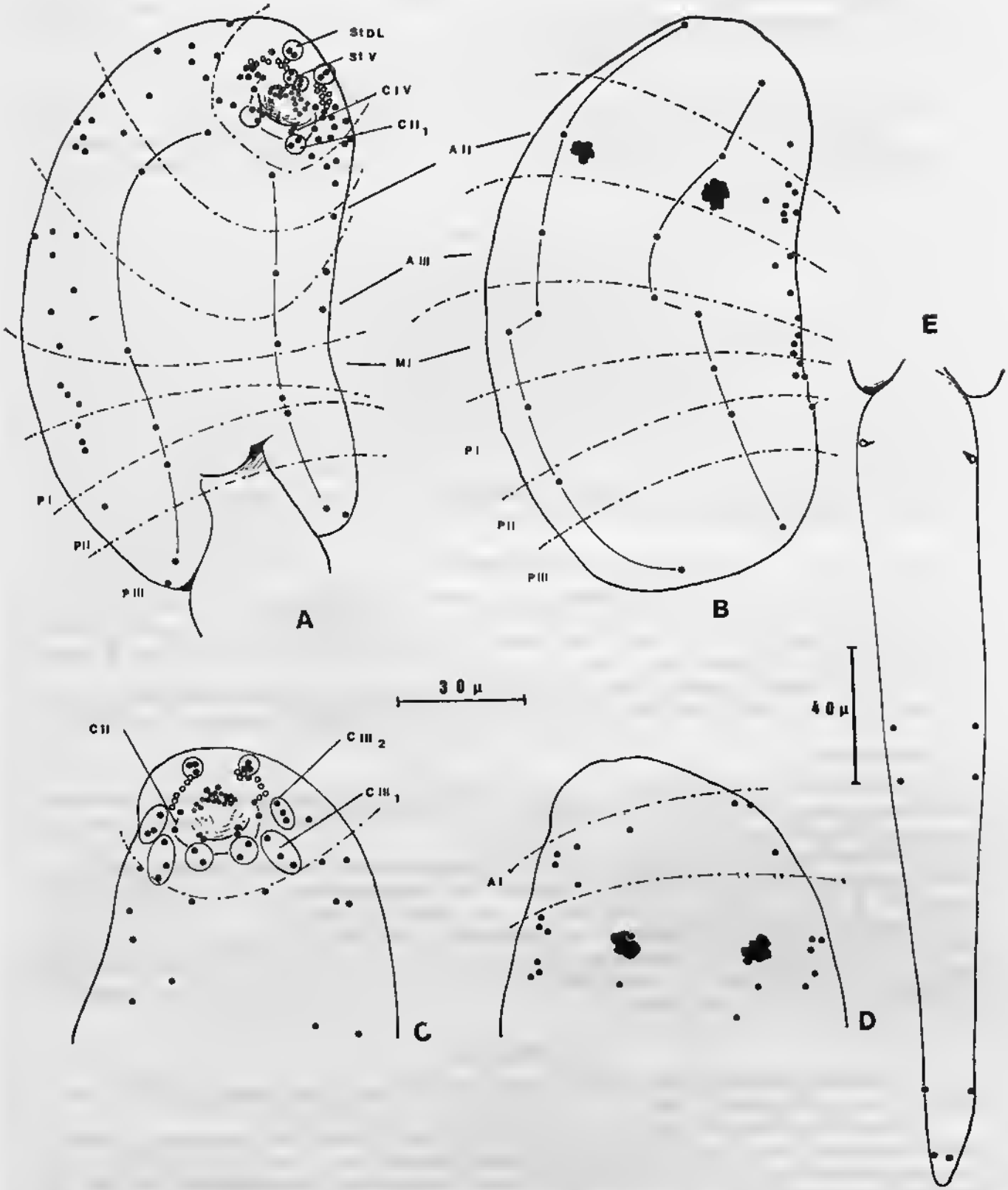


FIG. 31. — *Eurytrema squamula*. Chétotaxie de la cercaire. A : corps, vue ventrale — B : corps, vue dorsale — C : région céphalique, vue ventrale — D : région céphalique, vue dorsale — E : queue, vue dorsale.

Source : MNHN, Paris

Chez les spécimens dont la région antérieure est parfaitement étalée, les récepteurs sensoriels C_I V et C_{II} se situent aux six angles d'un hexagone.

C_{III} = 3 C_{III} 1, 3 à 5 C_{III} 2
St = 2 ou 3 St V, 2 ou 3 St D 1.

Entre les C_{III} 3 et les St D 1 sont situés les orifices des glandes de pénétration.

En arrière de l'orifice buccal, entre lui et les St V_1 se trouvent deux groupes de 12 ou 13 cercles argyrophiles : nous ne pensons pas qu'il s'agisse de récepteurs sensoriels St 1, mais plutôt d'orifices de glandes.

β — Corps.

A_I = 1 A_I V, 4 à 6 A_I L, 1 A_I D
A_{II} = 1 A_{II} V, 7 à 8 A_{II} L, 1 A_{II} D
A_{III} = 1 A_{III} V, 6 ou 7 A_{III} L, 1 A_{III} D
M = o M_I V, 3 M L, 2 M, D
P_I = 1 P_I V, 3 P_I L, 1 P_I D
P_{II} = 1 P_{II} V, 1 P_{II} L_I 1 P_{II} D
P_{III} = 1 P_{III} V, 1 P_{III} L, 1 P_{III} D.

γ — Queue.

Elle porte deux groupes de 4 papilles latéro-dorsales : un groupe est situé à mi-longueur, le second est situé à l'extrémité postérieure.

δ — Interprétation.

Il n'a pas été décrit, à notre connaissance, de cercaire dont la chétotaxie soit identique à celle de *E. squamula* : toutefois, la distribution des récepteurs sensoriels caudaux est comparable à celle décrite par C. Maillard (1973) chez *Acanthostomum imbutiforme*. Notons seulement chez *E. squamula* un décalage vers l'arrière des groupes de papilles.

Cette ressemblance permet de confirmer la position systématique des deux espèces dans la même superfamille des *Opisthorchioidea* Faust, telle qu'elle est établie d'après la morphologie des adultes.

e) Comportement.

L'émission des cercaires semble obéir à un rythme du type infradien (périodicité d'émission de l'ordre de deux à trois semaines à la température de + 15° C). Le nombre de cercaires comptées au cours de chaque phase d'émission est voisin de 200.

Dès son émission, la cercaire s'observe le plus souvent en train de nager très activement dans l'eau. La nage est entrecoupée de phases de repos au cours desquelles la cercaire se laisse tomber entre deux eaux, la queue orientée perpendiculairement par rapport au corps.

Après rencontre avec le deuxième hôte intermédiaire (de jeunes grenouilles), la cercaire pénètre assez lentement à travers les tissus cutanés : la larve n'atteint l'espace sous dermique où elle s'enkystera que 12 heures après le début de la pénétration. La cercaire pénètre et s'enkyste surtout au niveau de la peau de pattes et de la face ventrale.

3. — Métacercaire.

La morphogenèse de la métacercaire a été suivie chez de jeunes *Rana temporaria* (55 mm) maintenues à la température de + 18° C.

Au cours des 30 premiers jours qui suivent l'infestation, l'évolution de la métacercaire se caractérise uniquement par un accroissement de taille sans différenciations anatomiques importantes. Au bout de ce laps de temps, la larve est enfermée dans un kyste sphérique, à paroi très fine, de 200 μ de diamètre en moyenne : elle est caractérisée morphologiquement par la présence des deux ocelles de

Source : MNHN, Paris

la cercaire, de la ventouse orale (40 μ de diamètre en moyenne), de la ventouse ventrale, bien différenciée (30 μ de diamètre), et de la vessie qui occupe toute la région post-acétabulaire.

Dès le 15e jour après la contamination, on peut noter déjà une réaction très importante des tissus de l'hôte au parasite : autour de la fine membrane élaborée par la métacercaire, le derme est le siège d'une intense multiplication cellulaire qui aboutit à la formation d'un kyste dont la sclérose ne fera qu'accroître par la suite ; les cellules dermiques néoformées s'orientent parallèlement à la paroi de la métacercaire (Pl. 18 A).

L'évolution ultérieure de la métacercaire va être marquée à la fois par une augmentation de taille et par la différenciation des principaux organes de l'adulte. Au stade métacercaire infestante (fig. 30 D et Pl. 18 B), atteint environ deux mois après le pénétration de la cercaire, la cavité du kyste mesure en moyenne 450 μ de diamètre ; cette cavité est bordée par une couche anhyste fine, colorée en bleu franc par l'Azan de Heidenhain, qui représente vraisemblablement une sécrétion mucopolysaccharidique de la cercaire.

Le corps de la larve, très replié à l'intérieur du kyste, montre un tégument faiblement spinulé.

Le système digestif est complètement formé : ses deux cæcums, très longs, se disposent parallèlement à la paroi du kyste et viennent se terminer très près de la base de la vessie. Celle-ci, constituée par deux longues branches bourrées de granules très serrés, dessine un V caractéristique.

Les organes sexuels sont difficiles à voir chez la métacercaire enkystée : néanmoins, l'observation de larves dékystées révèle l'existence des principaux organes de l'adulte sous la forme d'ébauches : testicules, ovaire, réceptacle séminal, poche du cirre ; seules les glandes vitellogènes font défaut.

Chez les métacercaires très âgées (plus de 2 mois), l'observation *in situ* de l'anatomie de la larve est rendue difficile par la sclérose fibreuse qui accompagne progressivement les remaniements histologiques observés à la périphérie du kyste et la mélanisation très poussée de la partie la plus externe de la zone de réaction de l'hôte.

Les dimensions moyennes de la métacercaire infestante, mesurées chez 20 larves vivantes, sont :

Diamètre de la cavité du kyste :	500 μ
Épaisseur du kyste :	5 μ
Ventouse orale :	70 μ
Ventouse ventrale :	70 μ
Pharynx :	35 μ
Branches de la vessie :	350 μ.

C. — *Détermination du spectre des deuxièmes hôtes.*

Bien que les métacercaires du genre *Eurythelmis* aient été décrites jusqu'ici exclusivement chez les Amphibiens, nous avons essayé de voir si la cercaire pouvait pénétrer chez d'autres hôtes intermédiaires.

Les infestations tentées chez les espèces animales suivantes se sont toujours soldées par un échec :

Mollusques :

Bythinella reyniesii ;
Galba truncatula.

Annélides :

Erpobdella octoculata.

Crustacés :

Cyclops sp. ;
Cypris sp.

Source . MNHN, Paris

Téléostéens :

Salmo fario.

Amphibiens Urodèles :

Triturus alpestris.

Amphibiens Anoures :

Têtards de *Rana temporaria.*

Nous avons obtenu l'enkystement de la métacercaire exclusivement chez l'Amphibien adulte : *Rana temporaria.*

Il est intéressant de noter que l'infestation de cet hôte intermédiaire par les cercaires ne peut se faire avant la métamorphose, puisque les essais d'infestation des têtards ont toujours été négatifs.

D. — *Infestation de l'hôte définitif.*

Nous avons réussi l'infestation expérimentale avec les métacercaires de *E. squamula* des Vertébrés :

Felis catus ;
Neomys fodiens ;
Crocidura russula.

La dissection des hôtes, une semaine après l'infestation, permet de rencontrer des Digènes ovigères dans le gros intestin. Les vers, le plus souvent enroulés autour des villosités intestinales, apparaissent extrêmement mobiles.

L'examen des déjections des hôtes Vertébrés, fait à intervalles réguliers, permet de vérifier que les parasites émettent des œufs pendant une période de 3 mois environ.

III. — Modalités du cycle dans la nature.

Nous avons trouvé dans la nature l'espèce *Eurybelmis squamula* chez les hôtes suivants :

Premier hôte intermédiaire : *Bythinella reyniesii*
Deuxième hôte intermédiaire : *Rana temporaria* adulte
Hôte définitif : *Neomys fodiens.*

Il ressort de la lecture de cette liste que *E. squamula* semble manifester une spécificité stricte à l'égard de ses hôtes successifs, puisque chacun des stades parasites du cycle n'a été rencontré que chez une seule espèce d'hôte. Nous ne pensons cependant pas que cette spécificité soit réelle au niveau de l'hôte définitif : en effet, bien que *Neomys fodiens* soit incontestablement un hôte habituel dans les Pyrénées, il n'est pas exclu que le spectre d'hôtes définitifs comprenne aussi des Carnivores comme dans les autres régions où l'espèce a été signalée.

Source : MNHN, Paris

QUATRIÈME PARTIE

ÉCOLOGIE DES CYCLES DE DIGÈNES

Comme pour les Cyclophyllides, les travaux de Combes (1968) sur l'écologie du cycle des Digènes ont servi de toile de fond à nos recherches dans ce même domaine.

Nous avons montré dans la partie biologique que la réalisation du cycle des cinq Digènes comportait une série de changements de milieu. Ces milieux sont représentés soit par l'eau, où évoluent les stades de dispersion du Digène (œuf et cercaire), soit par les divers milieux — hôtes, qui hébergent chacun des stades parasites (sporocyste, rédie, métacercaire, adulte). Parmi l'ensemble des changements successifs de milieu, trois jouent un rôle déterminant dans la réussite du cycle : ce sont les passages dans les trois milieux — hôtes, c'est-à-dire l'infestation de ces derniers.

Nous nous sommes attaché, au cours de cette étude écologique, à réserver une place importante à l'analyse des processus fondamentaux de chacune des trois phases d'infestation.

Ayant défini les mécanismes assurant pour chaque Digène les passages dans les trois milieux — hôtes, nous nous sommes efforcé ensuite de déterminer, grâce à une analyse quantitative des populations des stades parasites, la réussite ou les échecs de la transmission parasitaire chez les hôtes successifs.

Les résultats de cette étude écologique seront envisagés conjointement pour les cinq Digènes aux trois niveaux :

- Mollusque ;
- Deuxième hôte intermédiaire ;
- Hôte définitif.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE PREMIER

INFESTATION DU MOLLUSQUE

I. — BIOLOGIE ET ÉCOLOGIE DE *Bythinella reyniesii*.

L'étude des cycles biologiques a révélé l'existence, dans les conditions naturelles, d'une spécificité stricte des cinq Digènes à l'égard du Mollusque hôte intermédiaire. Les 5 espèces évoluent toutes exclusivement chez le Prosobranche *Bythinella reyniesii*.

L'espèce *B. reyniesii* est endémique des Pyrénées. Elle a été trouvée jusqu'ici dans différentes localités situées essentiellement dans la zone axiale de la chaîne. La plupart des auteurs font mention de sa localisation au niveau des sources d'altitude : PALADILHE (1870) la signale à la source de la Pique (Port de Venasque : Haute-Garonne) ; FOLIN et BERILLON (1877 in BOETERS, 1973) la récoltent à la fontaine Bente d'Arneguy (Basses-Pyrénées) ; plus récemment, BOETERS (1968 et 1973) mentionne sa présence dans plusieurs sources et ruisselets des Pyrénées occidentales et centrales.

Nous l'avons trouvée dans l'aire de notre étude exclusivement dans les stations 21, 26, 29, 32, 34, 36, 37, 38, 45 et 46.

Ce Mollusque jouant un rôle capital dans le fonctionnement de la parasitocénose des Soricidés pyrénéens, il nous est apparu essentiel de mener une étude détaillée sur sa biologie et son écologie.

A. — *Dynamique de la population de* Bytbinella reyniesii.

Les connaissances sur la biologie des espèces du genre *Bythinella* demeurent très fragmentaires : les données concernant notamment la reproduction et la durée de vie font encore totalement défaut.

En ce qui concerne l'espèce *B. reyniesii*, les publications relatives à ce Mollusque ont trait uniquement à la systématique et à la biogéographie.

Nous avons envisagé l'étude du cycle biologique de *B. reyniesii* dans deux stations types (37 et 26). Nous avons choisi ces deux stations parce qu'elles sont différentes sur le plan écologique et représentatives des deux grands types de biotopes dans lesquels nous avons recensé le Mollusque. De plus, la population de *Bythinella* y est très importante et nous pouvions dans ces conditions récolter, au cours de chaque prélèvement, un nombre élevé d'individus, sans déterminer une réduction significative de l'effectif.

La station 37 est un déversoir d'étang de l'étage subalpin (1 850 m) coulant sur un substrat cristallin. La station 26 est constituée par une résurgence à basse altitude (1 150 m) en terrain calcaire. Nous avons suivi la première de juillet 1972 à juin 1973 avec une interruption inévitable pendant les 4 mois d'enneigement et la deuxième de façon continue de janvier 1973 à décembre 1973.

A chaque visite, nous avons prélevé de 500 à 1 500 individus. La population de *Bythinella* évoluant généralement sur les plantes aquatiques des biotopes, les Mollusques sont récoltés en secouant les plantes *in situ* dans le filet de prélèvement.

La hauteur de la coquille étant directement liée à l'âge du Mollusque, c'est ce caractère que nous avons utilisé pour définir la structure de la population. Cette grandeur est mesurée à la loupe

Source : MNHN, Paris

binoculaire, à l'aide d'un oculaire micrométrique. Les valeurs obtenues sont réparties en 5 classes de taille qui représentent en fait des classes d'âge :

Classe 1 : L $\leqslant$ 1 mm
Classe 2 : 1 mm $<$ L $\leqslant$ 1,5 mm
Classe 3 : 1,5 mm $<$ L $\leqslant$ 2 mm
Classe 4 : 2 mm $<$ L $\leqslant$ 2,5 mm
Classe 5 : L $>$ 2,5 mm.

Nous calculons en pourcentage la fréquence des individus de chaque classe. Ces fréquences sont ensuite représentées sous forme d'histogrammes.

1. — Cycle biologique de *B. reyniesii* à haute altitude (Station 37).

Les résultats concernant la station 37 sont représentés sur la figure 32.

L'interprétation des histogrammes permet d'aboutir aux conclusions suivantes :

— la présence de jeunes individus (classe 1) dans tous nos relevés démontre que l'espèce se reproduit pendant une grande partie de l'année : ce fait est confirmé par l'observation dans les différents prélèvements d'œufs fixés sur des substrats divers ;

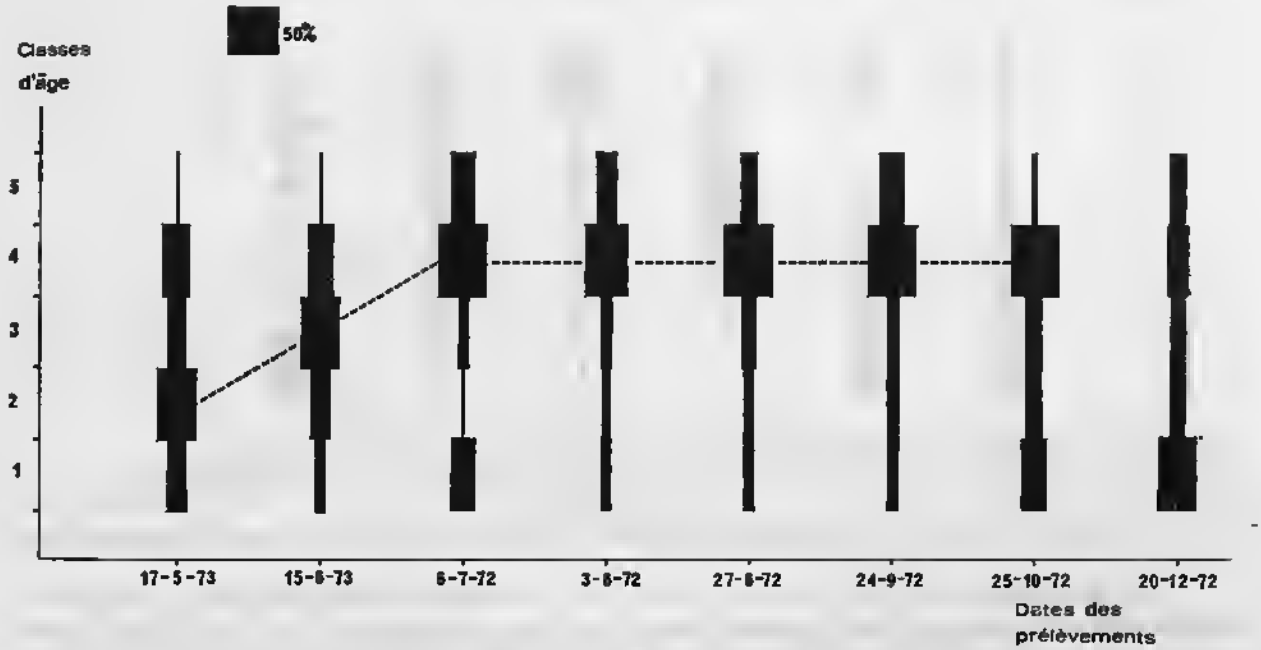


Fig. 32. — Évolution de la population de *Bythinella reyniesii* au cours d'une année, à la station 37 (altitude 1 850 m).

— l'activité sexuelle s'intensifie cependant à la fin de l'Été : cela se traduit par l'apparition au cours des mois de novembre et décembre d'une génération très importante de jeunes *Bythinella* ;

— la croissance des individus est fortement ralentie pendant les mois d'Hiver. Celle-ci s'effectue principalement au Printemps et est terminée pour la majorité des individus au début de l'Été. La saison estivale correspond pour le Mollusque à la période de maturation sexuelle ;

— le cycle vital de l'espèce s'achève à la fin de l'Automne, après la période de reproduction ;

— la durée du cycle biologique semble varier en fonction de la période d'éclosion des œufs : elle est comprise entre 12 mois (individus nés à la fin de l'Automne) et 18 mois (individus nés au début de l'Été). Ces données sont en accord avec les observations que nous avons faites en laboratoire : de jeunes individus prélevés au début de l'Été dans la nature ont pu être conservés en vie jusqu'à la fin de l'Automne de l'année suivante.

Source : MNHN, Paris

2. — Cycle biologique de *B. reyniesii* à basse altitude (Station 26).

La dynamique de la population du Mollusque dans cette station est reproduite dans la figure 33.

L'étude des bistogrammes montre que le cycle biologique de *B. reyniesii* est très voisin de celui que nous avons mis en évidence à la station 37 :

— bien que la reproduction du Mollusque puisse s'observer pendant toute l'année, la plus grande partie de la population se reproduit à la fin de l'Été, après la période de maturation sexuelle ;

— le cycle vital de l'espèce prend fin en Automne, après la pbase sexuelle. La durée du cycle biologique peut varier de 12 à 18 mois suivant la période d'éclosion des œufs.

Deux différences par rapport au cycle observé dans la station 37 peuvent cependant être notées :

— la période où les classes de taille évoluent s'étend sur une partie de l'année beaucoup plus longue, car la croissance n'est absolument pas ralentie en Hiver ;

— la taille de la majorité des individus sexuellement mûrs est plus importante (longueur de la coquille $> 2{,}5$ mm).

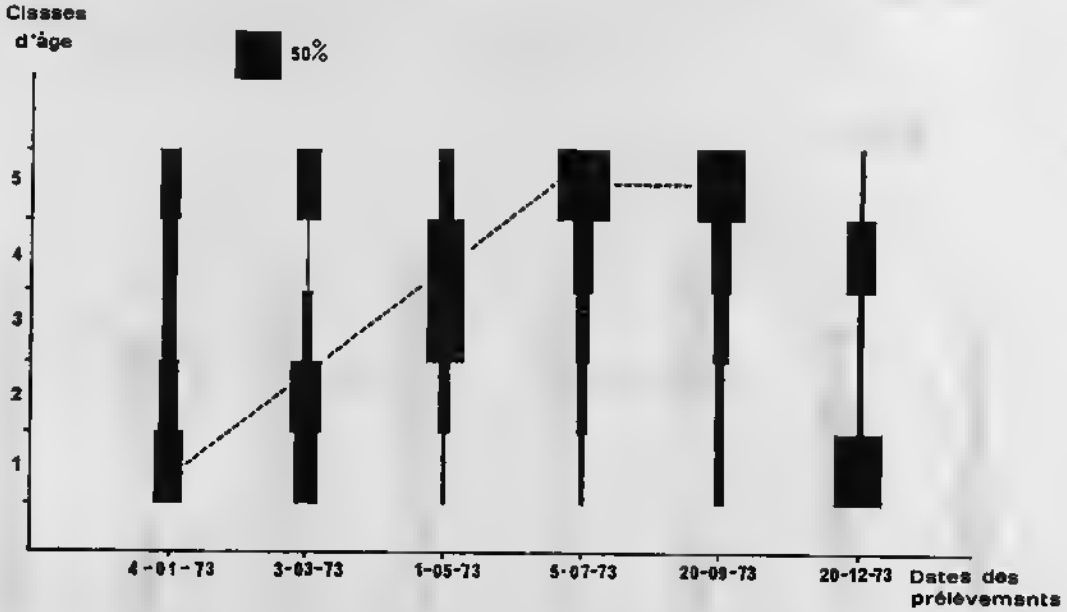


Fig. 33. — Évolution de la population de *Bythinella reyniesii* au cours d'une année, à la station 26 (altitude 1 150 m).

Nous pensons que ces variations des phénomènes de croissance sont dues aux conditions climatiques différentes régnant dans les deux stations. Au niveau de la station 37, les températures minima de l'eau notées pendant la période hivernale sont égales à 0°5, alors que ces minima ne sont jamais inférieurs à + 6° au niveau de la station 26. L'existence dans cette dernière station d'une température de l'eau relativement élevée pendant la saison hivernale assure au Mollusque une phase trophique plus longue et rend compte de sa taille plus importante.

L'observation de la structure de plusieurs populations de *B. reyniesii* récoltées au cours de notre étude nous a permis de vérifier que le cycle biologique de ce Mollusque est identique dans toutes les stations prospectées. Les seules modifications que nous avons pu noter concernent la durée de la phase de croissance, celle-ci étant variable en fonction des températures minima annuelles de l'eau des biotopes.

B. — *Caractéristiques des biotopes à* Bythinella reyniesii.

Les études concernant les relations existant entre les différentes espèces de *Bythinella* et le milieu sont encore peu nombreuses. Les quelques précisions écologiques que nous possédions (Bre-

Source : MNHN, Paris

GENZER, 1916 ; BOETERS, 1973) révèlent que l'habitat de prédilection de plusieurs espèces se situe au niveau des sources, des fontaines, des puits et des grottes.

Nous avons recensé l'espèce *Bythinella reyniesii* dans deux groupes principaux de stations :
— les sources et les ruisselets situés au-dessus de 1 800 m, dans la zone cristalline de la chaîne pyrénéenne (stations 29, 32, 34, 36, 37, 38, 45 et 46) ;
— les résurgences localisées au niveau du plateau cerdan (1 100 m) en zone calcaire (stations 21 et 26).

Dans le but de révéler les facteurs écologiques conditionnant la présence de *B. reyniesii*, nous avons analysé :
— le peuplement végétal ;
— la température ;
— la nature physico-chimique des eaux.
dans chacun des deux groupes de stations que nous venons de définir.

1. — Peuplement végétal.

a) Stations d'altitude.

Ces stations correspondent d'après la classification des eaux courantes d'ILLIES et BOTOSANEANU (1963) à la zone du Crénon.

La végétation, très riche dans chaque station, est formée par un certain nombre de peuplements très caractéristiques. Ces peuplements sont représentés par des associations où dominent les Bryophytes ou par des associations à Phanérogames.

α — Stations à Bryophytes.

L'association à Bryophytes s'observe dans les stations 34, 36 et 45. Ces biotopes sont constitués par de petits ruisseaux à faible débit : les peuplements muscinaux tapissent pratiquement toutes les pierres du lit sur une longueur de plusieurs centaines de mètres après la source. La population de *Bythinella*, strictement localisée sur les mousses des pierres, n'est jamais très importante dans ce type de stations (une dizaine d'individus au m²).

β — Stations à Phanérogames.

La population du Mollusque atteint son plein épanouissement au niveau des associations à Phanérogames. Celles-ci appartiennent en gros à deux types : l'association où domine *Saxifraga aquatica*, l'association presque monospécifique à *Ranunculus aquatilis*.

• Association à *Saxifraga aquatica* :

Ce peuplement caractérise les stations 29 (Pl. 19 B) et 32. Sa composition floristique est totalement identique à l'association phytosociologique *Saxifragetum aquaticae* Braun-Blanquet, 1948 qui a été observée dans un certain nombre de localités de l'étage subalpin pyrénéen. A côté de l'espèce dominante, *Saxifraga aquatica*, nous avons noté le plus souvent dans nos deux stations les espèces :

- *Agrostis alba* ;
- *Deschampsia caespitosa* ;
- *Cardamine latifolia* ;
- *Epilobium obscurum* ;
- *Chaerophyllum hirsutum*.

Ce groupement fontinal, développé sur une centaine de m² dans les deux localités, dissimule sous son épaisse couche de verdure des sources froides.

La population de *Bythinella*, localisée essentiellement sur les organes immergés, comprend une centaine d'individus au m². L'aire de répartition du Mollusque recouvre de façon parfaite celle du *Saxifragetum*.

Source : MNHN, Paris

• Association à *Ranunculus aquatilis* :

Cette formation s'observe dans les stations 37 et 38. L'espèce dominante y est *Ranunculus aquatilis* qui constitue par endroits un tapis extrêmement dense recouvrant tout le lit de la rivière. Au sein de ce peuplement, les pierres du cours d'eau sont fréquemment recouvertes par des Bryophytes du genre *Fontinalis*.

Au niveau des deux stations indiquées ci-dessus, l'association montre une extension bien définie : le peuplement de Renoncules, très riche sur les cent premiers mètres du ruisseau, devient ensuite progressivement de plus en plus clairsemé et finit par disparaître. Dans les deux stations, l'association ne s'observe plus dans la partie terminale du cours d'eau.

Nous avons étudié la distribution de *Bythinella reyniesii* dans la station 38 (fig. 34 et Pl. 19 A) à quatre niveaux de plus en plus éloignés de la source. En chaque point, nous avons effectué 5 prélèvements correspondant chacun à une surface d'échantillonnage de 600 cm² et intéressant les différents microbiotopes transversaux du ruisseau (bords et zone centrale). Les densités notées sur le tableau 7 correspondent à la moyenne des 5 comptages réalisés à chaque niveau.

Les chiffres 1, 2, 3 et 4 mentionnés sur la figure 34 précisent l'emplacement des niveaux de prélèvement le long du transect longitudinal.

Tableau 7.

	Niveau 1	Niveau 2	Niveau 3	Niveau 4
Distance par rapport à la source en mètres	20	60	110	160
Nombre de *Bythinella* sur 600 cm²	1 402	1 239	226	0

Notre étude révèle que la distribution de *Bythinella* obéit à un gradient décroissant au fur et à mesure que l'on s'éloigne de la source. Ce gradient est surtout très net à partir du point nº 2.

Il convient de noter :

— d'une part, qu'une diminution très importante du nombre d'individus s'observe dans la zone où le recouvrement végétal devient lui-même moins important ;

— d'autre part, que le Mollusque est absent en 4, point où *Ranunculus aquatilis* ne vit plus.

Il apparaît donc que l'aire de distribution de *B. reyniesii* se superpose très exactement à celle du groupement à *Ranunculus aquatilis*.

Dans la station voisine 37 (fig. 34), la répartition de *B. reyniesii* est absolument identique à celle que nous venons de décrire : la population du Mollusque ne se rencontre qu'au sein de la Renonculacée.

b) Stations de Basse Cerdagne.

En Basse Cerdagne, *B. reyniesii* a été rencontré dans deux stations localisées au pied de l'important massif calcaire constituant la « Sierra del Cadi ». Les deux biotopes, formés par des résurgences, abritent des peuplements végétaux très différents.

Source : MNHN, Paris

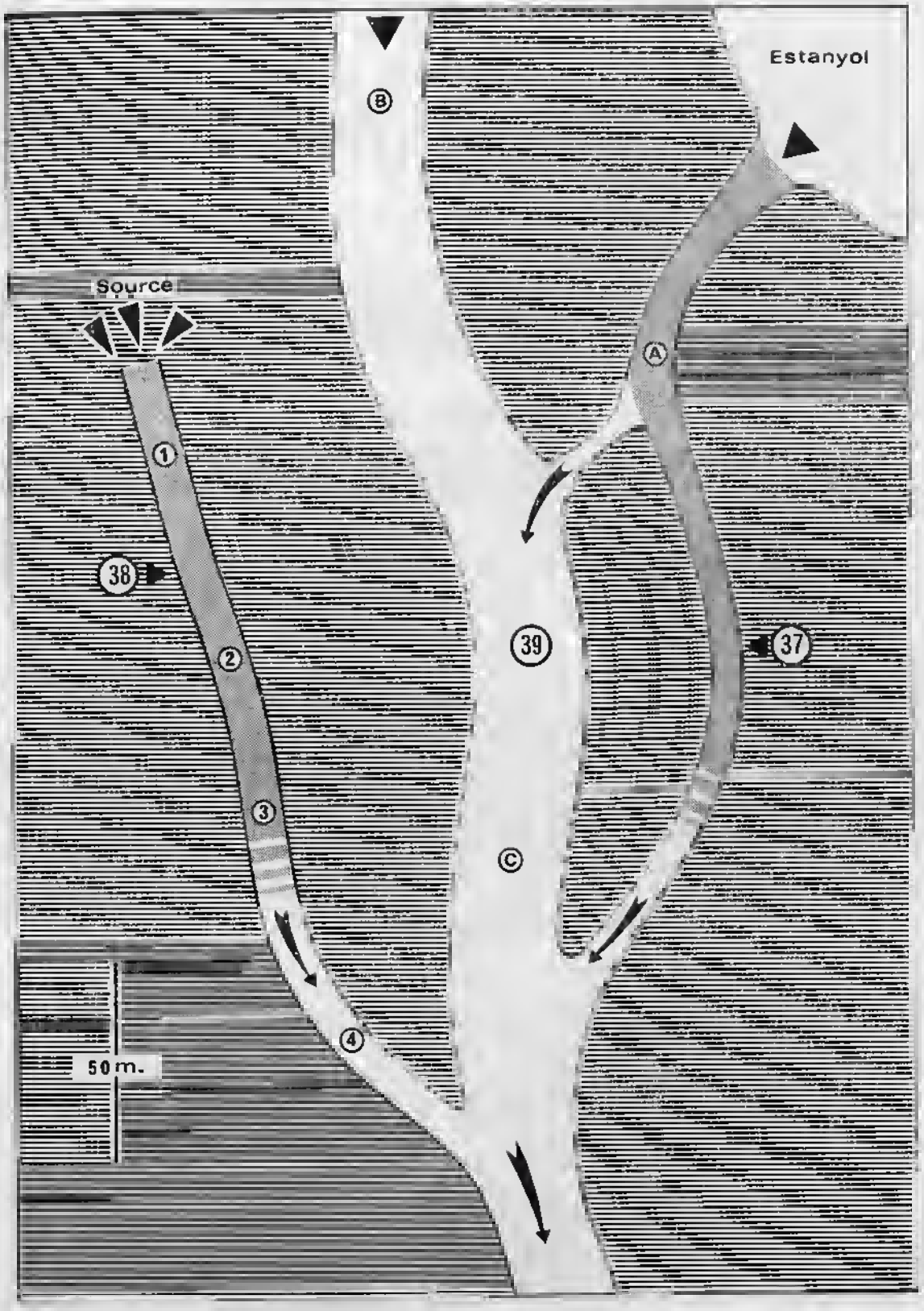


FIG. 34. — Plan des stations d'étude 37, 38 et 39, situées dans la haute vallée de la Lladure. Groupement végétal à *Ranunculus aquatilis*.

Source : MNHN, Paris

α — Station 21.

Cette résurgence, au débit très important, donne naissance à la rivière de Bor. Ce biotope est colonisé par un peuplement dense de Bryophytes qui se développent essentiellement sur les pierres. Trois espèces sont le plus fréquemment rencontrées :

- *Cratoneuron filicinum* ;
- *Eurhynchium striatum* ;
- *Platyhypnidium rusciforme.*

Cette dernière espèce colonise exclusivement la partie immergée des substrats (pierres, rameaux). C'est à son niveau que vit *B. reyniesii*. Comme au sein des formations à Bryophytes des stations d'altitude, la densité de la population du Mollusque n'est pas très importante dans cette localité (une dizaine d'individus au m²).

β — Station 26.

La résurgence alimente ici un ruisseau de faible importance. Dans la zone de la source, une formation végétale très dense cache le lit du cours d'eau. Nous y avons répertorié le plus fréquemment les espèces :

- *Nasturtium officinale* ;
- *Epilobium obscurum* ;
- *Myosotis palustris* ;
- *Equisetum palustre* ;
- *Asplenium fontanum.*

L'espèce dominante, *Nasturtium officinale*, constitue par endroits un véritable tapis sous lequel se fait l'écoulement. Cette plante représente un substrat de prédilection pour *B. reyniesii* : ses rameaux immergés sont en effet fréquemment recouverts par de véritables grappes de Mollusques.

L'observation d'une étroite relation entre *B. reyniesii* et cette espèce botanique nous a conduit à étudier la distribution précise du Mollusque dans ce biotope. La densité de la population du Prosobranche a été définie en quatre points situés respectivement à 25, 50, 75 et 100 m de la source. Les modalités de prélèvements sont les mêmes que pour la station 38.

Tableau 8.

	Niveau 1	Niveau 2	Niveau 3	Niveau 4
Distance par rapport à la source en mètres	25	50	75	100
Nombre de *Bythinella* sur 600 cm²	303	125	13	0

La structure de la population de *B. reyniesii* (tableau 8) en relation avec son substrat botanique offre des caractères tout à fait semblables à ceux que nous avons observés dans la station 38 :

— l'aire de distribution du Mollusque recouvre parfaitement celle de *Nasturtium officinale* (l'absence de cette Crucifère au niveau 4 s'accompagne de la disparition du Prosobranche) ;

— l'importance de la population de *B. reyniesii* est liée de façon très étroite à la densité du peuplement à *N. officinale*. A partir du point 2, l'association botanique devient de plus en plus clairsemée : on assiste à une diminution corrélative de l'effectif de la population du Mollusque.

Source : MNHN, Paris

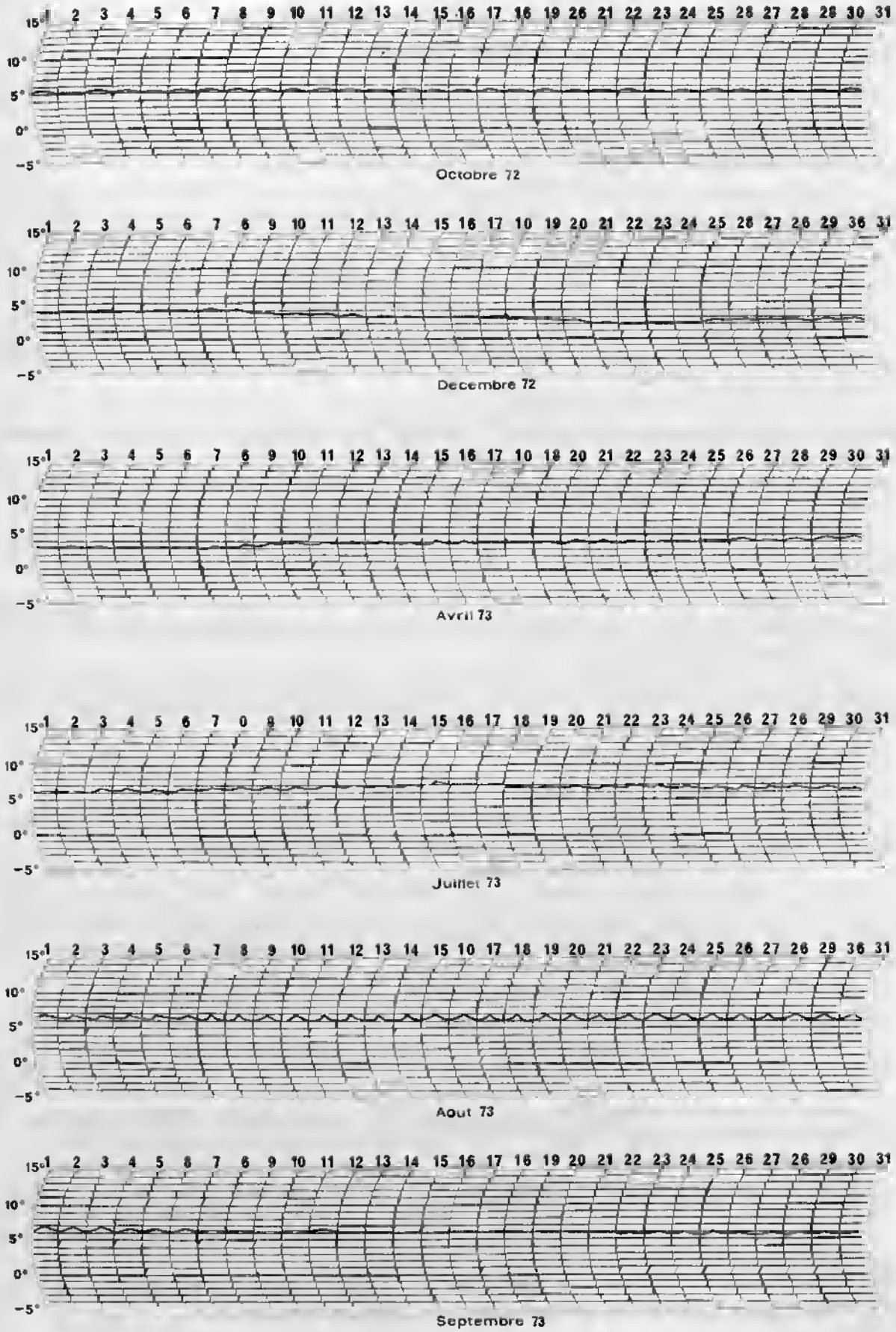


FIG. 35. — Variation de la température de l'eau au cours de l'année dans la station 38.

Source : MNHN, Paris

2. — Température.

Les caractéristiques thermiques des stations à *Bythinella* apparaissent différentes selon que l'on s'adresse aux stations d'altitude ou aux stations de Basse Cerdagne.

Dans les biotopes d'altitude, les températures notées au cours des prélèvements se sont toujours révélées être inférieures à + 7° C. L'analyse de la température enregistrée à la station 38 (fig. 35) permet de préciser les conditions thermiques régnant dans ces biotopes au cours du cycle annuel. La courbe traduit l'existence pendant la longue période d'enneigement (de décembre à avril) de températures très basses, inférieures à + 5° C. Les maxima annuels, correspondant à des valeurs de l'ordre de + 6, + 7° C, s'observent exclusivement pendant les trois mois d'Été. Ce régime thermique s'apparente de très près à celui indiqué par Lavandier (1974) pour plusieurs stations d'un torrent d'altitude des Pyrénées Centrales (l'Estaragne). Cet auteur a montré que durant la période froide la température de l'eau avoisine + 0°5 dans ses stations.

Dans des biotopes de Basse Cerdagne, les caractères thermiques sont moins rigoureux, comme le montre l'enregistrement réalisé à la station 26 au cours de l'année 1973 (fig. 36). La courbe ne demeure voisine de la valeur minimale (+ 6° C) que pendant les mois de janvier et février. En dehors de cette période, la température apparaît toujours égale ou supérieure à + 8° C. A partir du mois de mai, elle oscillera entre + 10° et + 11° C jusqu'en octobre.

Il ressort de cette analyse que la vie de *B. reyniesii* est possible entre + 0°5 et + 11° C. Dans la nature, nous n'avons jamais découvert le Mollusque dans des eaux dont la température s'élève en Été au-dessus de + 11° C.

Les populations de *B. reyniesii* les plus importantes ont néanmoins toujours été recensées dans les biotopes d'altitude. La température moyenne annuelle de ces biotopes (soit + 4° C) doit être voisine de l'orptimum thermique de l'espèce.

Dans les sources des Pyrénées d'altitude basse ou moyenne (au-dessous de 1 000 m), donc à eaux plus chaudes, nous n'avons jamais rencontré *B. reyniesii*. Localement, il est remplacé par l'espèce vicariante, *B. rubiginosa*.

3. — Nature physico-chimique de l'eau.

Nous avons effectué une série d'analyses et d'enregistrements des paramètres physico-chimiques les plus couramment retenus pour caractériser les milieux aquatiques.

L'interprétation des résultats, bien que très délicate, permet cependant de définir l'existence de parentés écologiques certaines entre les divers biotopes à *Bythinella*. Nous avons rassemblé dans le tableau 9 les valeurs limites des différents facteurs déterminées au cours des Étés 1973 et 1974, au niveau des quatre stations où nous avons observé les populations les plus importantes de *Bythinella*. Les quatre biotopes montrent les caractéristiques communes suivantes :

— vitesse du courant faible : celle-ci n'apparaît jamais supérieure à 0,5 mètre/seconde ;

— degré de minéralisation (attesté par les valeurs de la conductivité) élevé. D'une manière générale, les eaux de source non calcaires se révèlent toujours assez pauvres en ions dissous (conductivité < 20) : dans nos stations du même type, la minéralisation est toujours > 40. Dans le cas des sources calcaires, les eaux riches en éléments alcalino-terreux montrent toujours une conductivité relativement plus élevée que celle des eaux non calcaires ; toutefois, les valeurs enregistrées dans les stations calcaires de Basse Cerdagne sont plus fortes que celles couramment observées dans ces mêmes milieux ;

— teneur en nitrates et phosphates importante : les ruisselets issus de sources sont le plus souvent très pauvres en ces deux ions (teneurs en nitrates comprises entre 0,05 et 0,2 mg/l ; teneurs en phosphates inférieures à 0,01 mg/l) ; en comparaison, les valeurs trouvées dans nos biotopes apparaissent donc élevées ;

— eaux très saturées en oxygène : en règle générale, l'oxygène dissous des ruisseaux de sources est très rarement à saturation, contrairement à ce qui est observé ici.

Source : MNHN, Paris

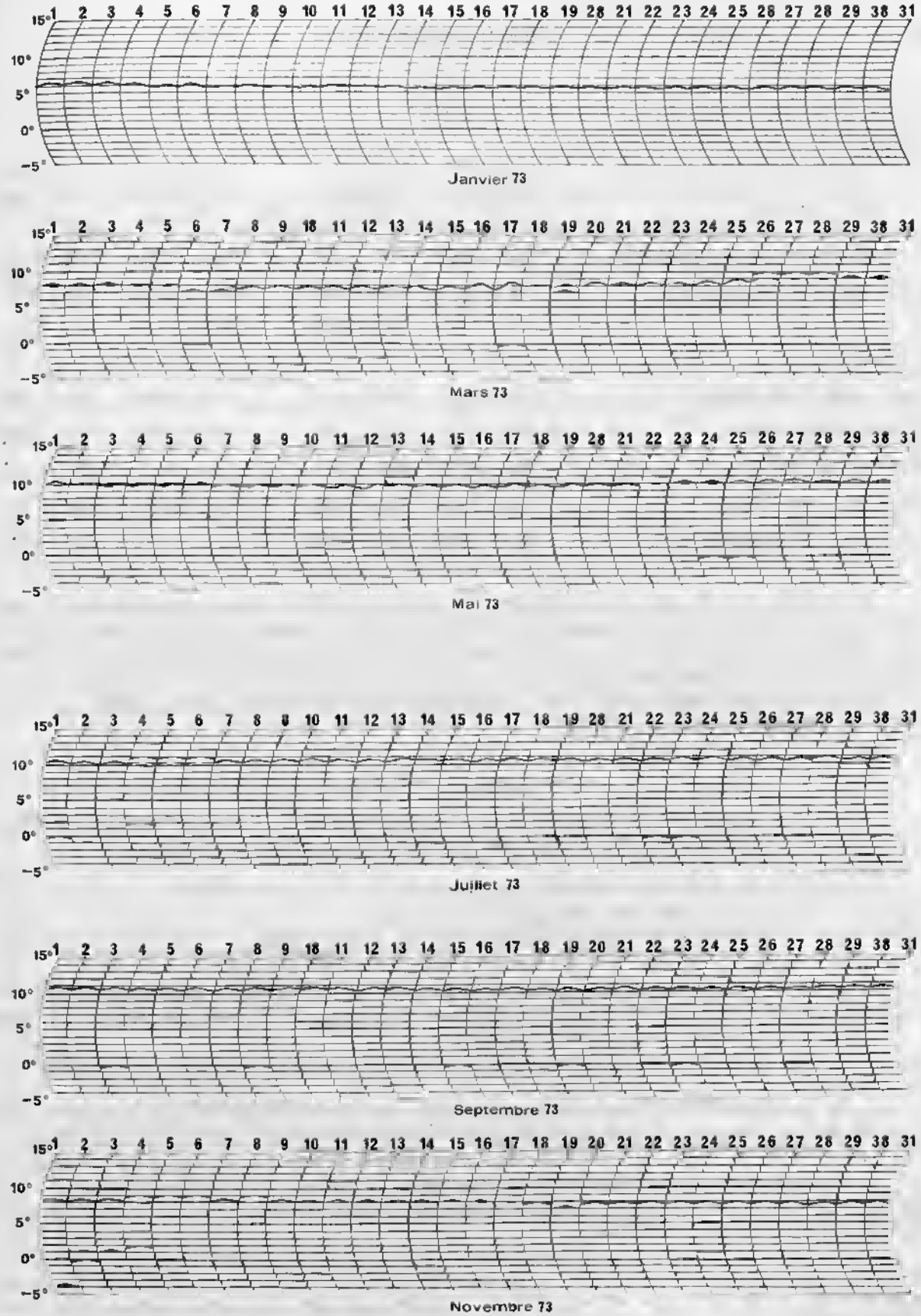


Fig. 36. — Variation de la température de l'eau au cours de l'année dans la station 26.

Source : MNHN, Paris

Tableau 9.

	Stations d'altitude		Stations de Basse Cerdagne	
	Station 29 (1 890 m)	Station 38 (1 850 m)	Station 21 (1 150 m)	Station 26 (1 180 m)
Vitesse du courant (mètres/seconde)	0,2 — 0,4	0,1 — 0,2	0,2 — 0,4	0,1 — 0,3
Conductivité µm (hos/cm/cm²)	43 — 48	44 — 48	200 — 210	440 — 460
pH	6,8 — 7,6	6,7 — 7,8	7,3 — 8	7 — 7,7
Température	6°	7°	10°	11°
Dureté totale (ppm CO_3Ca)	13 — 17	18 — 22	110 — 130	230 — 250
Alcalinité (ppm CO_3H^-)	28 — 32	23 — 25	120 — 140	230 — 250
Nitrates (ppm NO_3^-)	0,7 — 1	0,8 — 1	1 — 4	3,1 — 3,6
Phosphates (ppm PO_4^-)	0,6 — 0,8	0,3 — 0,6	0,3 — 0,6	0,4 — 0,8
Pourcentage de saturation en O_2	95 — 100	95 — 100	95 — 100	95 — 100

Parmi les caractères analysés, la richesse en ions nourriciers (nitrates et phosphates en particulier) nous semble jouer un rôle important dans l'écologie de *B. reyniesii*. La richesse des eaux en éléments minéraux doit en effet être considérée comme un des facteurs essentiels permettant la prolifération des diverses associations végétales que nous avons signalées. Or, nous avons montré que l'aire de distribution de *Bythinella reyniesii* dans les sources se confond toujours de façon parfaite avec celle de ces associations.

4. — Synthèse écologique.

En résumé, la présence de *B. reyniesii* est conditionnée par les facteurs écologiques suivants :
— température (l'intervalle de vie possible est compris entre + 1° et + 11° C) ;
— suhstrat (végétal) ;
— courant (la vitesse doit être inférieure à 0,5 m/s) ;
— lumière (l'espèce affectionne les milieux peu éclairées) ;
— nourriture (le Mollusque consomme exclusivement du phytobenthos) ;
— oxygène (son taux doit être très proche de la valeur de saturation).

Cet environnement permettant la vie du Mollusque ne se trouve réalisé qu'au cœur des diverses associations hotaniques colonisant certaines sources de montagne. *Ces formations doivent être considérées comme d'authentiques « indicateurs écologiques »*.

Ces peuplements, en dehors desquels le Mollusque ne peut survivre, offrent à celui-ci *abri, nourriture et oxygène* :

— ils constituent *un habitat très protégé*. L'enchevêtrement inextricahle des organes végétatifs des Bryophytes et le chevelu racinaire des Phanérogames représentent des microhiotopes au niveau desquels le Mollusque se trouve soustrait aux effets à la fois du courant et de la lumière ;

— ils représentent *un milieu trophique bien défini*. Les organes des végétaux du peuplement forment un suhstrat sur lequel se développe un très riche phytohenthos qui constitue la source essentielle de nourriture pour le Mollusque ;

— ils réalisent *un environnement métabolique parfait*. L'activité photosynthétique y est intense. De ce fait, le pourcentage de saturation en oxygène de l'eau est toujours très important. Localement, ces milieux montrent même une sursaturation en oxygène pendant tout le cycle nycthéméral, comme le démontre l'enregistrement réalisé à la station 38 en juillet 1973 (fig. 37).

Source : MNHN, Paris

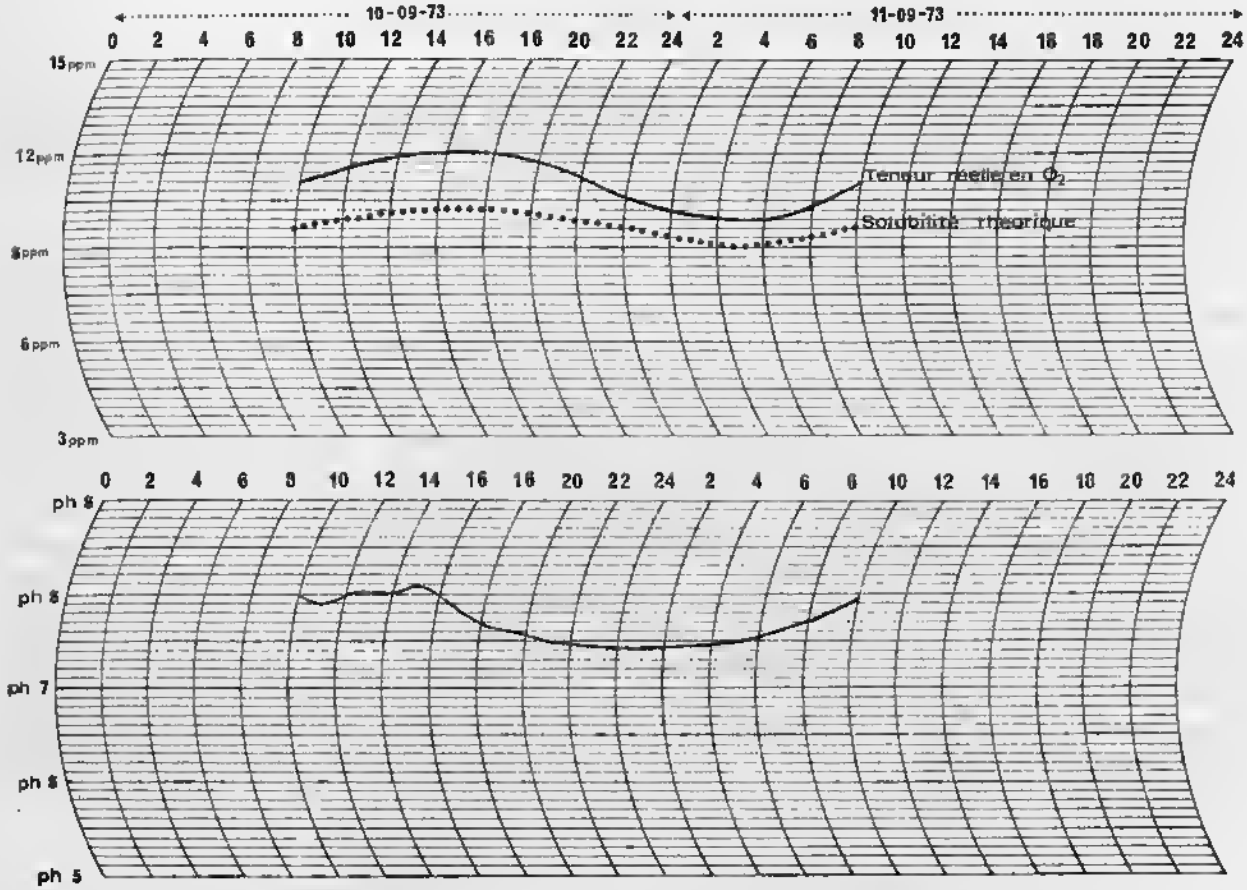


FIG. 37. — Variations nycthémérales de la teneur en oxygène dissous et du pH de l'eau de la station 38.

Si on fait ressortir les caractères dominant l'écologie de *B. reyniesii*, notamment dans sa tolérance vis-à-vis des facteurs de l'environnement, il apparaît qu'il s'agit d'un organisme *sténotherme froid et sténoaérobionte*. On notera que si le milieu végétal joue un rôle déterminant dans la constitution des populations de *B. reyniesii*, la composition floristique de ce milieu peut varier, plusieurs espèces botaniques vicariantes offrant les conditions requises.

En considération du rôle joué par le Mollusque dans le cycle des Digènes, la connaissance de sa distribution apparaît fondamentale pour la compréhension des caractéristiques des foyers épidémiologiques.

Cette distribution pourra être connue par la cartographie des formations végétales convenables. Celle-ci montre que les foyers à *B. reyniesii* sont toujours très localisés. Ces foyers coïncident avec les sources de divers torrents et rivières. La majorité de ces biotopes se situe au-dessus de 1 800 m : les conditions régnant dans certaines sources de basse altitude permettent cependant dans certains cas la vie de l'espèce.

L'analyse de l'écologie de la transmission montrera que la structure et le fonctionnement des 5 parasitocénoses revêtent des caractères tout à fait originaux liés à la distribution très particulière de *B. reyniesii*.

Source : MNHN, Paris

II. — Modalités de l'infestation du Mollusque.

Étant donné l'écologie très spécifique de *Bythinella reyniesii*, la transmission du parasite au Mollusque ne se réalise dans notre région que dans un très petit nombre de localités. Nous avons montré de plus que dans chaque localité la population du Mollusque s'observe le plus souvent sur une surface extrêmement réduite, de l'ordre d'une centaine de m². Seuls les miracidiums libérés dans ces aires très précises pourront continuer leur évolution.

L'étude expérimentale des cycles de *Nephrotrema truncatum* et de *Skjrabinophyetus neomydis* a mis en évidence que l'infestation du Mollusque se faisait de façon active : les miracidiums libérés dans l'eau après une période d'ontogenèse très longue pénètrent activement chez le Mollusque. Nous pensons que l'infestation des trois autres Digènes étudiés se fait selon les mêmes modalités. Les *Bythinella* se nourrissent en effet exclusivement du phytobenthos et en particulier des Diatomées qu'ils trouvent sur les organes végétatifs des peuplements aquatiques. Ce comportement trophique les éloigne donc des substrats des biotopes où sont déposés les œufs des Digènes. La transmission du parasite au Mollusque se réaliserait ainsi suivant les mêmes modalités chez les 5 espèces de Digènes.

L'étude expérimentale des cycles de *N. truncatum* et de *S. neomydis* a montré de plus que la durée du développement larvaire chez le Mollusque était très longue : à + 15° C, elle dure environ 10 mois pour *N. truncatum* et 7 mois pour *S. neomydis*. L'examen de l'évolution de la parasitose chez des *Bythinella* infestés dans les conditions naturelles a permis de vérifier que la durée du développement larvaire des trois autres espèces est du même ordre. La lenteur de l'évolution des stades parasites du Mollusque apparaît être un caractère commun aux 5 cycles étudiés. L'inflexion de la courbe de croissance de *N. truncatum* (fig. 28) pour des températures inférieures à + 10° C montre que l'évolution larvaire est très fortement ralentie aux basses températures. Dans les biotopes d'altitude où les températures ne dépassent jamais + 7° C, les durées de développement des formes larvaires seront ainsi encore plus importantes que celles observées en laboratoire.

III. — Dynamique du parasitisme chez le Mollusque.

Le taux de parasitisme des *Bythinella* est extrêmement faible dans toutes les stations. Nous n'avons jamais trouvé plus de 10 individus sur 1 000 parasités par un même Digène (les taux les plus couramment observés sont inférieurs à 5 ‰). Sur le plan de la pyramide écologique du parasite, ces faibles pourcentages de parasitisme sont compensés par l'importance quantitative des populations de *Bythinella*.

L'étude précise des variations du parasitisme des Mollusques dans le temps s'est révélée extrêmement difficile. Sur le plan matériel, il était impossible de disséquer régulièrement un lot d'individus supérieur à un millier pour contrôler leur infestation. La recherche du taux de contamination des populations de *B. reyniesii* a été faite par l'étude de l'émission cercarienne. Cette étude n'en demeure pas moins elle aussi très longue, en raison du nombre très faible de Mollusques parasités. Les taux très bas de parasitisme observés nous ont imposé l'examen d'un millier d'individus à chaque prélèvement.

Nous avons étudié les variations du taux de parasitisme de la population du Mollusque au niveau d'une station d'altitude (38) et d'une station de Basse Cerdagne (26).

A la station 38, nous n'avons pu suivre la courbe d'infestation en Hiver, l'enneigement très important ne permettant pas d'effectuer les prélèvements.

Dans les deux stations, nous n'avons pas rencontré de Mollusques parasités par *Skjrabinophyetus soricis* : les variations du parasitisme relatives à cette espèce n'ont pu par conséquent être déterminées.

De même, dans la station 26, le parasitisme par *P. pyrenaica* n'apparaît pas : cette espèce n'existe pas en effet dans cette station, l'absence du deuxième hôte intermédiaire ne permettant pas au cycle de se boucler.

Source : MNHN, Paris

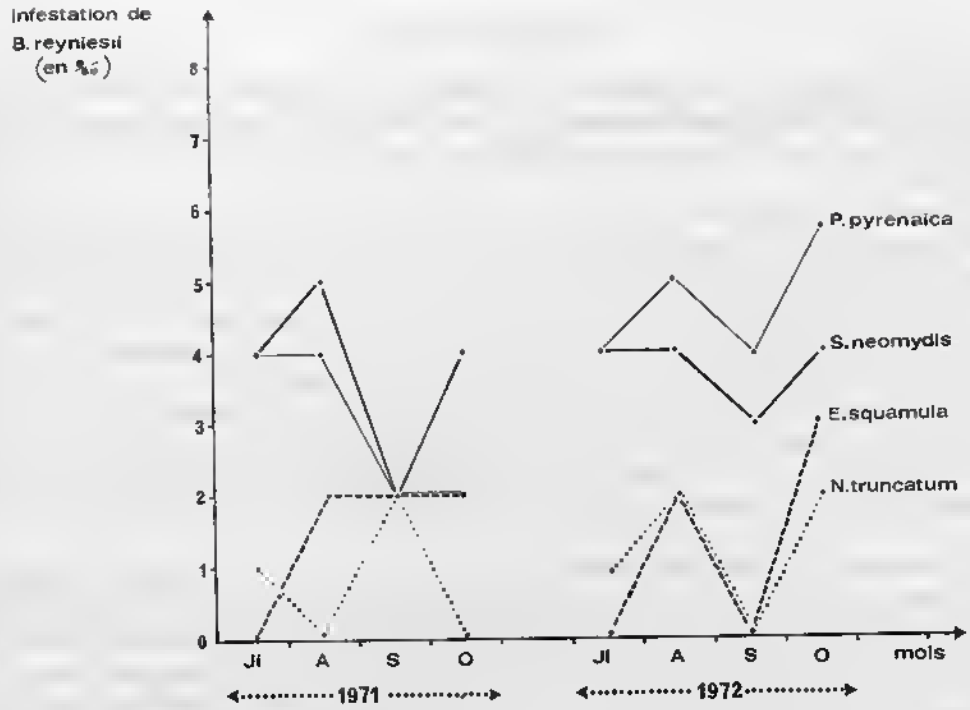


Fig. 38. — Variation du parasitisme de *Bythinella reyniesii* pendant la saison estivale, dans une station d'altitude (station 38 ; altitude : 1 850 m).

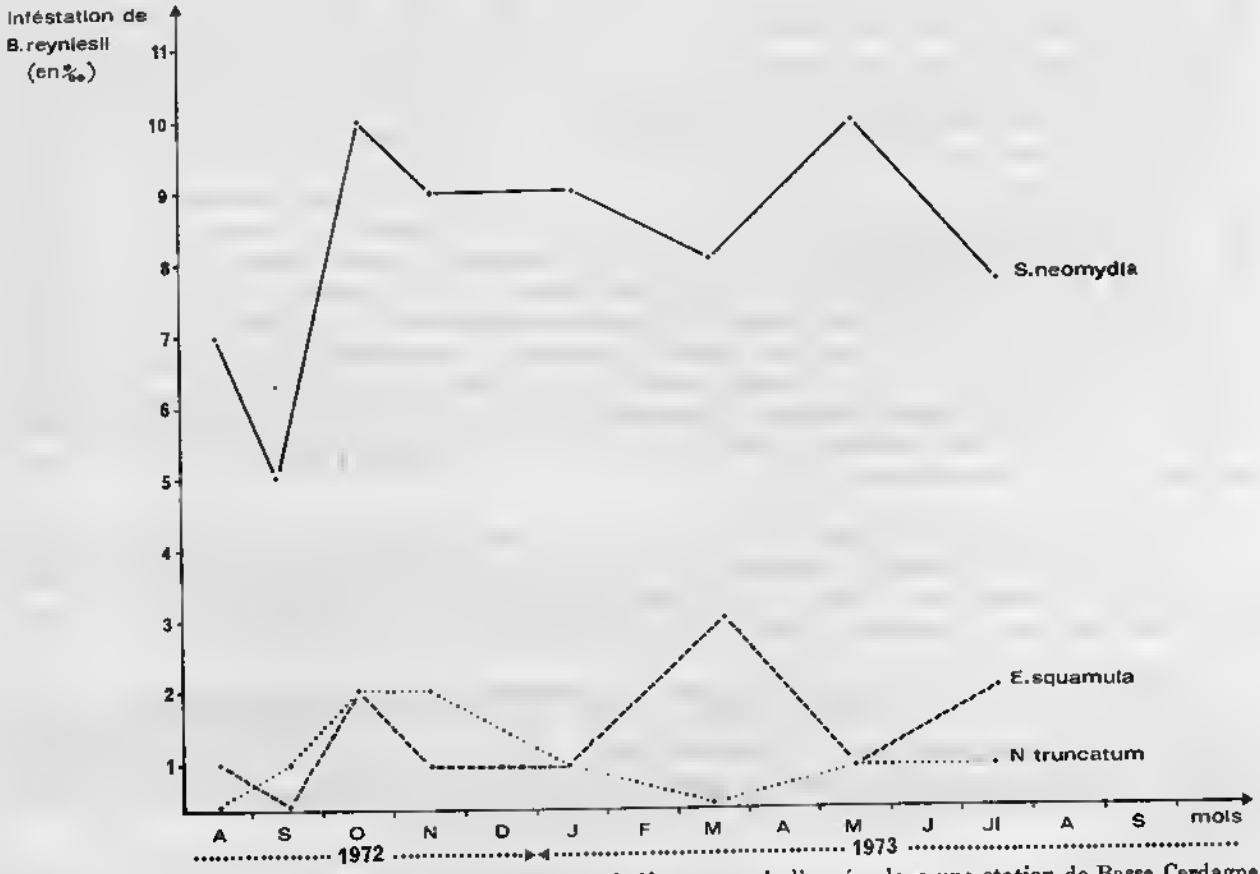


Fig. 39. — Variation du parasitisme de *Bythinella reyniesii* au cours de l'année, dans une station de Basse Cerdagne (station 26 ; altitude : 1 150 m).

Source : MNHN, Paris

Les courbes traduisant la dynamique des différentes parasitoses chez le Mollusque au niveau des deux stations ont été représentées dans les figures 38 et 39. Leur interprétation montre que les phénomènes de transmission du parasite au Mollusque présentent de nombreux points communs dans les deux stations :

— *la fréquence de chaque Digène est très voisine d'une station à l'autre. S. neomydis* et *P. pyrenaica* apparaissent comme les espèces les plus fréquentes : le taux de parasitisme du Mollusque par les deux espèces est le plus souvent compris entre 4 ‰ et 10 ‰. *E. squamula* et *N. truncatum* sont relativement moins fréquentes : les taux de parasitisme de *B. reyniesii* sont toujours inférieurs à 3 ‰ et le plus souvent voisins de 1 ‰. Bien que nous n'ayons pas observé d'émission de cercaires de ces deux dernières espèces au cours de certains mois, nous ne devons pas conclure à l'absence effective d'infestation de la population de *Bythinella* pendant la période correspondante : il est vraisemblable que l'examen d'un échantillon plus important de Mollusques aurait certainement révélé la positivité de certains individus. La permanence des quatre parasitoses pendant toute la durée du cycle annuel implique que la transmission parasitaire de l'hôte définitif au Mollusque présente un caractère continu.

— *La fréquence de chaque parasitose demeure très stable au cours du cycle annuel.* Nous pensons que les variations dans le temps des taux d'infestation que semble traduire l'allure en dents de scie des courbes ne doivent pas être considérées comme significatives. Elles sont vraisemblablement liées aux imperfections inhérentes à l'échantillonnage de populations extrêmement denses et peu parasitées. Si l'on considère en effet le niveau moyen d'infestation, on peut remarquer que le parasitisme de *B. reyniesii* par les quatre espèces ne montre pas de fluctuations importantes durant l'année.

— *L'émission cercarienne a lieu durant toute l'année.* Nous avons pu vérifier chez les Mollusques de la station 26 prélevés en Hiver que la sortie des cercaires n'était absolument pas bloquée si les *Bythinella* étaient placés à la température de l'eau de la station notée au moment du prélèvement (+ 7° C). Le nombre de cercaires émises à cette température est à peine légèrement inférieur à celui noté à + 11° C. L'existence d'une émission cercarienne hivernale en altitude n'a pu être directement vérifiée par suite de l'inaccessibilité des stations. Néanmoins, la comparaison des taux d'infestation des deuxièmes hôtes intermédiaires prélevés avant l'Hiver et immédiatement après la fonte des neiges montre, comme nous le verrons, une augmentation plus faible qu'en Été, mais appréciable, du nombre des métacercaires. Cette observation prouve donc que la sortie des cercaires se poursuit aussi en Hiver dans les stations d'altitude, malgré les températures très basses de l'eau des biotopes (moyenne hivernale voisine de + 0°5 C) et malgré l'obscurité permanente du milieu imposée par l'écran constitué par la couverture de neige (la hauteur totale de neige dépasse souvent 2 m). Nous avons constaté expérimentalement que l'émission cercarienne peut effectivement avoir lieu en obscurité totale et à des températures de l'ordre de + 1° C. Nous ne saurions conclure néanmoins que les émissions cercariennes d'Hiver sont dans les localités d'altitude quantitativement équivalentes pour un Mollusque parasité aux émissions d'Été. Nous pensons au contraire que le nombre de cercaires émises en un temps donné augmente quand la température s'élève.

Il apparaît donc que l'émission cercarienne a lieu de manière continue tout au long de l'année dans les deux types de stations. La présence d'un « pool » permanent de cercaires dans l'eau en toutes saisons est fondamentale sur le plan de la dynamique épidémiologique. *Elle rend en effet possible une transmission continue du parasite au deuxième hôte intermédiaire.*

Ces différents caractères de la dynamique des parasitoses chez le Mollusque sont, comme nous l'avons déjà souligné, communs à des localités que nous avons classées comme différentes au plan de l'environnement. Il apparaît que si *B. reyniesii* occupe dans les Pyrénées des biotopes présentant certaines différences, le fonctionnement de ces biotopes en tant que foyers des Digènes de Soricidés est remarquablement homogène.

Source : MNHN, Paris

Chapitre deuxième

INFESTATION DU DEUXIÈME HÔTE INTERMÉDIAIRE

I. — Caractéristiques de la transmission dans les conditions expérimentales.

L'étude des cycles biologiques des Digènes a montré que chez plusieurs espèces le nombre de deuxièmes hôtes intermédiaires possibles pouvait être très important. La présence de plusieurs deuxièmes hôtes possibles a été signalée dans les cycles de :

— *Pseudocephalotrema pyrenaica* ;
— *Skrjabinophyetus neomydis* ;
— *Nephrotrema truncatum.*

Pour chacune des espèces citées, nous avons recherché expérimentalement si les différents hôtes possibles signalés avaient la même valeur pour les cercaires. Cette étude conduit à déterminer quels sont les hôtes préférentiels du cycle.

Les hôtes possibles sont placés en « compétition » deux à deux dans des cristallisoirs de 200 cc contenant un lot défini de cercaires. Les différents hôtes testés sont disséqués 15 jours ou plus après l'infestation et le nombre de métacercaires rencontrées est compté.

A. — *Cycle de* Pseudocephalotrema pyrenaica.

Les hôtes possibles mis en évidence expérimentalement sont représentés par 6 espèces de Plécoptères du groupe des *Setipalpia* :

• *Perlidae* :

Perla marginata ;
Dinocras cephalotes.

• *Perlodidae* :

Arcynopteryx compacta ;
Perlodes intricata ;
Isoperla grammatica ;
Isoperla decipiens.

Les différentes expériences ayant permis de définir la « hiérarchie » existant entre ces 6 espèces possibles sont résumées ici :

1. — Expériences ne mettant pas en évidence de tropisme préférentiel de la cercaire en faveur de l'un des hôtes.

a. — « Compétition » entre *Perla marginata* et *Dinocras cephalotes.*

Source : MNHN, Paris

Infestation le 22.VII.1972

Cinq larves de chaque espèce, sensiblement de même taille, sont mises en présence de 100 cercaires de *P. pyrenaica.*

• *Dissection le 18.IX.1972*

Nous retrouvons, au total, 32 métacercaires chez les 5 *P. marginata* et 36 chez les 5 *D. cephalotes.*

Cette expérience, renouvelée plusieurs fois, montre qu'il n'existe pas de tropisme préférentiel de la cercaire en faveur de l'une ou de l'autre des deux espèces.

b. — « Compétition » entre *Perla marginata* et *Perlodes intricata.*

Infestation le 6.III.1973

Un lot de 100 cercaires est introduit dans un cristallisoir avec 5 larves de chaque espèce.

• *Dissection le 9.IV.1973*

47 métacercaires sont rencontrées au total chez les 5 larves de *P. marginata* et 44 métacercaires chez les 5 larves de *P. intricata.*

Ce résultat montre qu'ici aussi l'intensité de l'attraction exercée par les deux espèces sur les cercaires de *P. pyrenaica* est la même.

2. — Expériences mettant en évidence l'existence d'un tropisme préférentiel en faveur de l'un des hôtes.

a. — « Compétition » entre *Perla marginata* et *Isoperla grammatica.*

Infestation le 10.VIII.1972

4 larves de chaque espèce, sensiblement de même taille, sont placées dans un cristallisoir contenant un lot de 40 cercaires de *P. pyrenaica.*

• *Dissection le 28.IX.1972*

23 métacercaires sont trouvées en tout chez les 4 *I. grammatica* et 0 métacercaires chez les 4 *P. marginata.*

Cette expérience, hautement significative, met en évidence une attraction très nette exercée par les larves d'*I. grammatica* sur les cercaires de *P. pyrenaica.* Les larves d'*Isoperla* détournent à « leur profit » toutes les cercaires du cristallisoir.

b. — « Compétition » entre *Perla marginata* et *Isoperla decipiens.*

L'association de larves de *P. marginata* et de larves de *I. decipiens* dans un cristallisoir renfermant des cercaires de *P. pyrenaica* montre que ces deux Plécoptères n'ont pas la même valeur pour la cercaire. Celle-ci manifeste une préférence très nette pour les larves de *I. decipiens.*

c. — « Compétition » entre *Arcynopteryx compacta* et *Perla marginata.*

Infestation le 13.X.1972

50 cercaires de *P. pyrenaica* sont introduites dans un cristallisoir avec 5 larves de chaque espèce.

• *Dissection le 27.X.1972*

Nous retrouvons au total 28 métacercaires chez les 5 *A. compacta* et 1 métacercaire chez les 5 *P. marginata.*

Source : MNHN, Paris

Ce résultat montre que les larves de *A. compacta* sont très fortement attractives pour la cercaire de *P. pyrenaica*.

L'écart réduit ε, supérieur à 6 dans les trois expériences (a, b et c), reflète une différence hautement significative ($> 10^{-5}$) dans les taux d'infestation observés.

d. — « Compétition » entre *Arcynopteryx compacta* et *Isoperla decipiens*.

Infestation le 6.III.1973

5 larves de chaque espèce sont associées avec 100 cercaires de *P. pyrenaica*.

• *Dissection le 10.IV.1973*

Nous retrouvons 57 métacercaires chez les 5 larves de *A. compacta* et 16 métacercaires chez les 5 larves de *I. decipiens*.

Le calcul de l'écart réduit ($\varepsilon = 4{,}6$) montre une différence dans l'infestation observée significative à 10^{-4} près. Les larves de *A. compacta* exercent une attraction sur les cercaires de *P. pyrenaica* nettement supérieure à celle des larves de *I. decipiens*.

3. — Hiérarchie entre hôtes possibles.

L'étude comparée des différentes expériences ayant révélé un tropisme net des cercaires en faveur de l'un des hôtes, nous permet de mettre en évidence une véritable hiérarchie entre les hôtes possibles. Cette hiérarchie est représentée dans le tableau 10. Les hôtes y ont été classés selon un gradient d'attraction décroissant de gauche à droite. Les espèces situées sur la même colonne exercent une attraction comparable sur la cercaire.

Tableau 10.

A. compacta	>	*I. grammatica*	>	*Perlodes intricata*
				Perla marginata
		I. decipiens		*Dinocras cephalotes*

B. — *Cycle de* Skrjabinophyetus neomydis.

Nous avons démontré expérimentalement que la cercaire de *S. neomydis* s'enkystait chez les hôtes suivants :

Trichoptères :

Limnephilidae

Potamophylax cingulatus ;
Chaetopterygopsis maclachlami ;
Chaetopterygopsis sp.

Plécoptères :

Perlodidae

Arcynopteryx compacta.

Nous résumons ci-dessous les principaux résultats expérimentaux ayant permis de définir l'existence d'hôtes préférentiels parmi les quatre hôtes possibles du cycle.

Source : MNHN, Paris

1. — Expérience ne mettant pas en évidence l'existence d'un tropisme préférentiel de la cercaire en faveur de l'un des hôtes.

— « Compétition » entre *Potamophylax cingulatus* et *Chaetopterygopsis* sp.

Infestation le 9.IV.1973

5 larves de *Potamophylax cingulatus* et 5 larves de *Chaetopterygopsis* sp. sont mises dans un cristallisoir contenant un lot de 100 cercaires de *S. neomydis*.

•*Dissection le 27.IV.1973*

Nous retrouvons au total 31 métacercaires chez les 5 larves de *P. cingulatus* et 33 métacercaires chez les 5 larves de *Chaetopterygopsis* sp.

Cette expérience, renouvelée plusieurs fois, nous a toujours donné des taux d'infestation très voisins chez les deux espèces.

Il n'existe donc pas de tropisme préférentiel de la cercaire en faveur de l'une ou de l'autre des deux espèces.

2. — Expériences mettant en évidence l'existence d'un tropisme préférentiel en faveur de l'un des hôtes.

a. — « Compétition » entre *Potamophylax cingulatus* et *Chaetopterygopsis maclachlami*.

Infestation le 16.VIII.1972

Un lot de 50 cercaires fraîchement émises est associé avec 5 larves de chaque espèce.

•*Dissection le 31.IX.1972*

26 métacercaires sont rencontrées au total chez les 5 larves de *P. cingulatus* alors que les 5 larves de *Ch. maclachlami* se révèlent indemnes.

Ce résultat démontre que cette dernière espèce est un hôte peu attractif pour les cercaires de *S. neomydis*.

Il convient de souligner que les taux d'infestation observés lorsque l'espèce *Ch. maclachlami* est placée seule dans les récipients d'expérience sont toujours très faibles. Cette espèce ne réussit à être infestée que lorsque le lot de cercaires utilisé est important. Au demeurant, dans les conditions naturelles, le comportement de ce Trichoptère l'éloigne du fond des cours d'eau où évoluent les cercaires : cette espèce se rencontre en effet le plus souvent sur les rameaux de Renoncule aquatique situés près de la surface de l'eau. Nous avons pu vérifier cette observation en laboratoire : les infestations réalisées dans des cristallisoirs sans végétaux aquatiques sont toujours relativement plus importantes que celles obtenues dans des cristallisoirs renfermant des rameaux de Renoncule.

b. — « Compétition » entre *Potamophylax cingulatus* et *Arrynopteryx compacta*.

Infestation le 17.X.1973

5 larves de *Potamophylax cingulatus* et 5 larves de *Arcynopteryx compacta* sont placées dans un cristallisoir avec un lot de 100 cercaires de *S. neomydis*.

•*Dissection le 4.XI.1973*

Nous trouvons au total 46 métacercaires chez les 5 larves de *Potamophylax* et 10 métacercaires chez les 5 larves de *Arcynopteryx*.

Source : MNHN, Paris

La comparaison des deux pourcentages par le calcul de l'écart réduit ($\varepsilon = 4{,}8$) montre une différence dans l'infestation significative à 10^{-4}. La cercaire de *S. neomydis* manifeste un tropisme très net en faveur de l'espèce de Trichoptère.

Nous n'avons pu disposer à la même période à la fois de larves indemnes de *Chaetopterygopsis maclachlami* et de *A. compacta*, afin de pouvoir vérifier si la cercaire manifestait le même tropisme à l'égard des deux espèces.

L'étude comparée des différentes expériences d'infestation au cours desquelles l'attraction de deux espèces était testée par rapport à celle de *P. cingulatus* nous permet d'analyser statistiquement les pourcentages d'infestation observés.

L'écart réduit ε, calculé pour plusieurs expériences, est toujours supérieur au seuil 1,96. Les pourcentages d'infestation des deux espèces diffèrent donc toujours significativement avec un risque α égal au maximum à 5 %.

Le Plécoptère *A. compacta* est donc vraisemblablement plus attractif sur les cercaires de *S. neomydis* que le Trichoptère *Ch. maclachlami*.

L'analyse de ces différentes expériences d'infestation permet de montrer que la cercaire de *S. neomydis* ne manifeste pas le même tropisme à l'égard des 4 espèces. Nous pouvons ici aussi définir l'existence d'une véritable hiérarchie entre les hôtes possibles. Cette hiérarchie, révélée par l'expérience, est indiquée dans le tableau 11.

TABLEAU 11.

Potamophylax cingulatus	>	*Arcynopteryx*	>	*Chaetopterygopsis*
Chaetopterygopsis sp.		*compacta*		*maclachlami*

Le gradient d'attraction décroît de la gauche vers la droite. Dans certaines conditions d'expérience, cette attraction peut aller jusqu'au « détournement total » des cercaires du cristallisoir au profit des hôtes préférentiels.

La présence d'un Plécoptère parmi les hôtes possibles révélés par l'expérience est particulièrement intéressante à souligner, eu égard au fait que les expériences d'infestation tentées chez de nombreux autres Trichoptères ont toujours été négatives. Au demeurant, *A. compacta* se révèle être un hôte préférentiel vis-à-vis de l'un des Trichoptères hôtes possibles.

Les études écologiques montreront toutefois que les différences qui existent au plan de la systématique entre *A. compacta* et les autres espèces d'hôtes possibles sont au contraire très peu marquées au plan de l'écologie.

C. — *Cycle de* Nephrotrema *truncatum*.

Nous avons réussi l'infestation expérimentale avec la cercaire de *N. truncatum* des deux Annélides :

Erpobdella octoculata ;
Tubifex sp.

Nous avons mis « en compétition » à plusieurs reprises ces deux hôtes. Toutes les expériences que nous avons réalisées ont montré que ceux-ci exercent la même attraction sur la cercaire de *N. truncatum*.

II. — ÉCOLOGIE DE LA TRANSMISSION DANS LA NATURE.

Les points d'émergence des cercaires dans notre région d'étude sont très peu nombreux vu les exigences écologiques très strictes du Mollusque premier hôte intermédiaire.

Source : MNHN, Paris

Après leur émission, les cercaires auront une destinée différente en fonction de leur comportement. On peut distinguer deux possibilités :

— la cercaire rencontre le deuxième hôte intermédiaire avant d'être entraînée par le courant. La transmission du parasite au deuxième hôte a lieu dans ce cas au niveau de la zone à *Bythinella* ;

— la cercaire est entraînée par le courant avec le « drift » en dehors de la zone à *Bythinella*. L'infestation du deuxième hôte s'effectue alors à des distances variables du point d'émission en fonction de la durée de la dérive des cercaires.

Les modalités de la transmission du parasite au deuxième hôte intermédiaire vont revêtir des aspects fort différents suivant que l'infestation a lieu dans ou en dehors de la zone à *Bythinella*.

A. — *Modalités de la transmission du parasite au deuxième hôte dans les biotopes* à Bythinella.

L'étude de la répartition de *Bythinella reyniesii* a montré que ce Mollusque colonise des biotopes parfois fort différents par leurs composantes floristiques. A chaque station définie sur la base de ses caractères phytosociologiques correspond souvent une biocénose très spécifique. Il en résulte que le spectre des deuxièmes hôtes effectifs peut ne pas être le même d'une localité à l'autre. Ayant démontré expérimentalement par ailleurs que les divers hôtes possibles n'avaient pas la même valeur vis-à-vis de la cercaire, il devenait du plus haut intérêt d'étudier la dynamique de l'infestation du vecteur dans les biotopes à *Bythinella* les plus caractéristiques.

Pour un Digène donné, le taux de métacercaires est souvent, dans une même station, très différent d'une espèce d'hôte effectif à l'autre. Une analyse ponctuelle du niveau de contamination de ces vecteurs ne permet pas dans la plupart des cas de préciser les mécanismes exacts des processus de l'infestation cercarienne. Nous nous sommes attaché dès lors à suivre comparativement la dynamique du parasitisme des deuxièmes hôtes au cours d'un cycle annuel.

Ces recherches ont été essentiellement menées pour les cycles de *Pseudocephalotrema pyrenaica*, *Skrjabinophyetus neomydis* et *Nephrotrema truncatum*. Pour les deux premiers, l'importance de la parasitose du vecteur a rendu possible une étude quantitativement significative des modalités de son infestation. En ce qui concerne le troisième, bien qu'il soit abondant dans notre région, l'étude de la dynamique de l'infestation du deuxième hôte n'a pu être entreprise qu'à la station 46, où l'espèce évolue chez la Sangsue. Dans tous les autres foyers à *Bythinella*, nous avons pu vérifier que le cycle de ce Digène se déroule chez *Tubifex* sp. Étant donnée l'abondance des populations de cette Annélide dans les biotopes, les taux d'infestation par les métacercaires de *N. truncatum* sont toujours très faibles. Une analyse précise de l'évolution du parasitisme chez le vecteur était ainsi très difficile à réaliser sur le plan matériel, car elle impliquait la dissection d'un nombre trop élevé d'Annélides.

Une étude comparable aux précédentes n'a pu être réalisée pour *Euryhelmis squamula* et *Skrjabinophyetus soricis*.

Chez *Euryhelmis squamula*, l'étude des variations du taux d'infestation dans le temps du deuxième hôte n'a pu être faite de façon précise. La population du deuxième hôte (*Rana temporaria*) vivant autour de la zone à *Bythinella* dépasse en effet rarement une cinquantaine d'individus. Dès lors, des dissections régulières d'un échantillon important de la population auraient très vite conduit à la disparition de l'Amphibien dans les stations. Nous avons néanmoins fait pour ce cycle une étude synthétique des modalités de l'infestation du deuxième hôte portant sur l'ensemble de nos stations. Les conclusions de cette étude sont présentées à la fin de ce chapitre.

Des recherches sur la dynamique de la population parasitaire de l'espèce *Skrjabinophyetus soricis* n'ont pu être abordées en raison de l'extrême rareté de ce parasite dans notre région. Malgré la dissection d'un nombre considérable de vecteurs, nous n'avons rencontré la métacercaire de cette espèce que chez une dizaine d'individus. Une étude des variations du parasitisme dans le temps chez le deuxième hôte ne pouvait donc être envisagée.

Nous allons successivement examiner les processus de la transmission parasitaire au deuxième hôte au niveau des stations 38, 29, 26, 21 et 46. Nous avons représenté graphiquement l'évolution

Source : MNHN, Paris

de l'infestation des hôtes au cours du cycle annuel. Sur chaque graphique, le parasitisme est exprimé en nombre de métacercaires rencontrées chez 100 hôtes. Pour chaque hôte dont il est fait mention dans les études nous indiquons, sur les graphiques, la durée de sa vie larvaire aquatique.

1. — Modalités de la transmission au niveau de la station 38.

Cette station, comme nous l'avons vu, est constituée par un ruisseau de 200 m de long, colonisé sur tout son parcours par un peuplement très important de Renoncules aquatiques (fig. 34).

L'étude de la distribution de *Bythinella reyniesii* a révélé l'existence d'un gradient décroissant de la population du premier hôte intermédiaire à partir de la source. L'espèce demeure cependant très abondante dans la première moitié du cours d'eau. C'est dans cette partie que nous avons étudié les modalités de la transmission du parasite au deuxième hôte intermédiaire.

Nous examinerons l'évolution du parasitisme chez les vecteurs successivement dans les cycles de *Pseudocephalotrema pyrenaica* et de *Skrjabinophyetus neomydis*.

a. — Cycle de *Pseudocephalotrema pyrenaica*.

Dans cette station, trois espèces de Plécoptères jouent le rôle d'hôtes effectifs dans le cycle de *P. pyrenaica* :

Perlodes intricata ;
Arcynopteryx compacta ;
Isoperla grammatica.

Le taux d'infestation de *P. intricata* est néanmoins extrêmement faible, même à la fin de la période larvaire (on rencontre en moyenne chez les nymphes moins de 10 métacercaires pour 100 hôtes disséqués). Cette observation montre que les phénomènes de « compétition » entre hôtes intermédiaires se vérifient parfaitement dans les conditions naturelles : les espèces *A. compacta* et *I. pyrenaica* exercent une attraction prépondérante sur les cercaires de *Pseudocephalotrema pyrenaica*.

Tableau 12.

	1972					1973			
	Juil.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Janv.	Mai	Juil.	Août
Isoperla grammatica	40	140	430			70	100	140	200
Arcynopteryx compacta	900	1 260	1 700	100	370	720	900	1 200	1 400

Tableau 13.

	1972						1973				
	Juil.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.	Avr.	Mai	Juil.	Août	Sept.
Chaetopterygopsis sp.				200	320	400	470				
Potamophylax cingulatus	130	220	500				25	60	130	250	580

Le Plécoptère *P. intricata* n'ayant pas ainsi un rôle très important sur le plan quantitatif dans l'infestation de l'hôte définitif, nous avons étudié l'évolution dans le temps du parasitisme exclusivement chez les deux autres Plécoptères présents dans la zone à *Bythinella*.

Source : MNHN, Paris

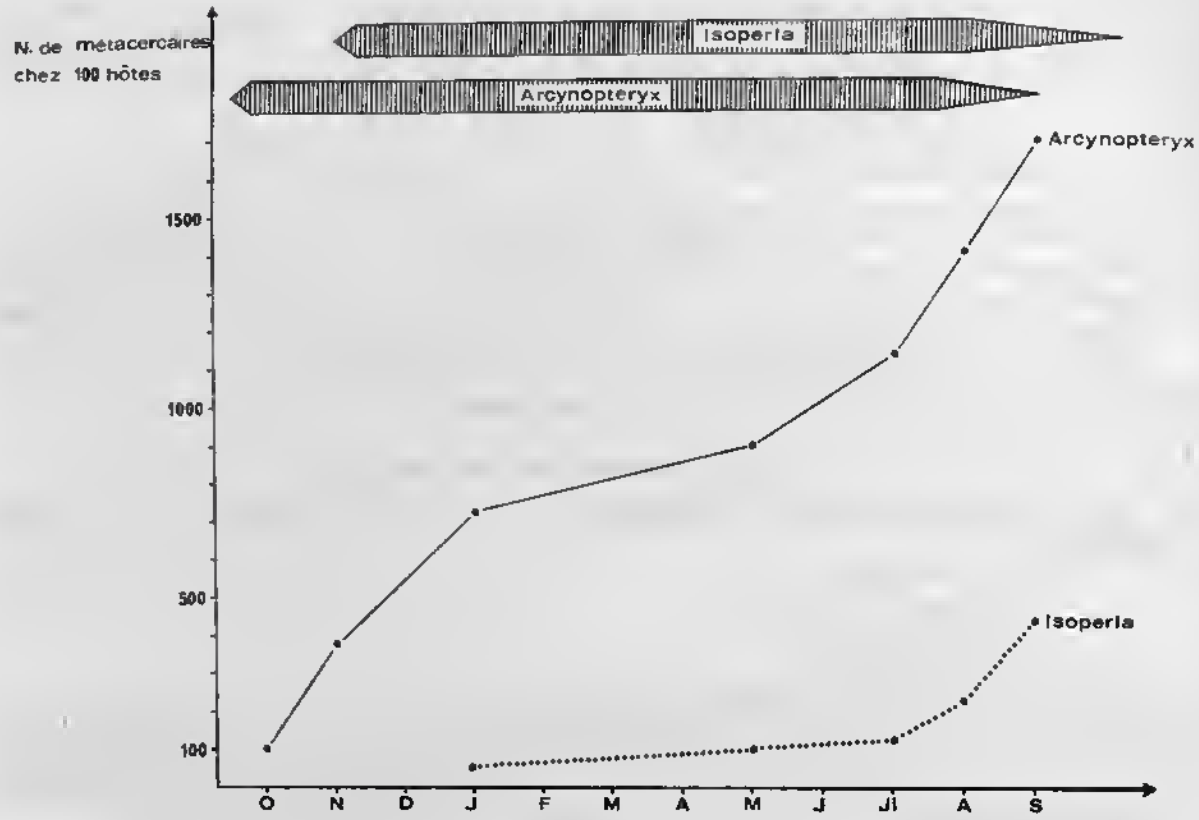


Fig. 40. — ***Pseudocephalotrema pyrenaica.*** **Variation du taux d'infestation des deuxièmes hôtes intermédiaires au cours de l'année, à la station 38.**

Les niveaux de contamination (exprimés en nombre de métacercaires pour 100 hôtes) observés en 1972 et 1973 sont rassemblés sur le tableau 12. L'ensemble de ces données a été intégré sous forme de moyennes dans la figure 40. Les courbes qui y sont reproduites traduisent donc les fluctuations moyennes du parasitisme des hôtes au cours du cycle annuel. L'étude des courbes d'infestation permet d'analyser de façon très précise les modalités de la transmission parasitaire au deuxième hôte dans cette station. Plusieurs traits sont remarquables :

α. — Le parasitisme métacercarien apparaît très différent chez les deux Plécoptères cohabitant dans le biotope : le maximum d'infestation des nymphes de *Arcynopteryx* est environ de 1 700 métacercaires alors qu'il n'est que de 430 métacercaires chez les nymphes de *Isoperla*. Une différence marquée entre les taux d'infestation des deux hôtes s'observe pendant toute la durée du cycle biologique des deux Insectes.

Le parasitisme des *Isoperla* reste très bas pendant une grande partie de la vie larvaire (Hiver et Printemps) : à la fin du Printemps, le nombre de métacercaires chez 100 hôtes est inférieur à 100 aussi bien en 1972 qu'en 1973. La courbe d'infestation des *Arcynopteryx* croît au contraire de façon très nette pendant la même période (nous avons compté 900 métacercaires chez 100 hôtes en juillet 1972 et 1 200 en juillet 1973).

Les différences très marquées entre le parasitisme des deux Plécoptères trouvent leur explication dans l'existence d'un tropisme préférentiel des cercaires de *P. pyrenaica* en faveur des larves de *Arcynopteryx*. *La « hiérarchie » entre les hôtes intermédiaires mise en évidence expérimentalement se trouve ainsi confirmée dans les conditions naturelles.*

Pendant la saison estivale, les courbes d'infestation des deux hôtes intermédiaires montrent toutefois des profils presque identiques. La compétition entre les deux Plécoptères au cours des pro-

Source : MNHN, Paris

cessus d'infestation semblerait ainsi diminuer très sensiblement et finir par ne plus s'exercer à la fin de l'Été. En fait, l'infestation importante des *Isoperla* pendant les mois d'août et de septembre est liée à la réduction progressive de la population des *Arrynopteryx* dans le biotope. En effet, l'émergence de ce Plécoptère commençant au début juillet, la station voit la population larvaire de *Arcynopteryx* s'appauvrir progressivement tout au long de la saison estivale. La réduction de la population de *Arcynopteryx* s'accompagne corrélativement d'une diminution de la compétition entre les populations des deux espèces de Plécoptères, permettant ainsi une infestation très importante des *Isoperla*. Nous avons représenté (fig. 41) sur un même graphique la diminution des effectifs absolus de *Arcynopteryx* (obtenus par échantillonnage au filet de Surber) et l'augmentation du parasitisme des *Isoperla* (métacercaires chez 100 hôtes). Ce graphique met en évidence une relation inversement proportionnelle très nette entre la densité de la population larvaire des *Arrynopteryx* et la charge en métacercaires des *Isoperla*.

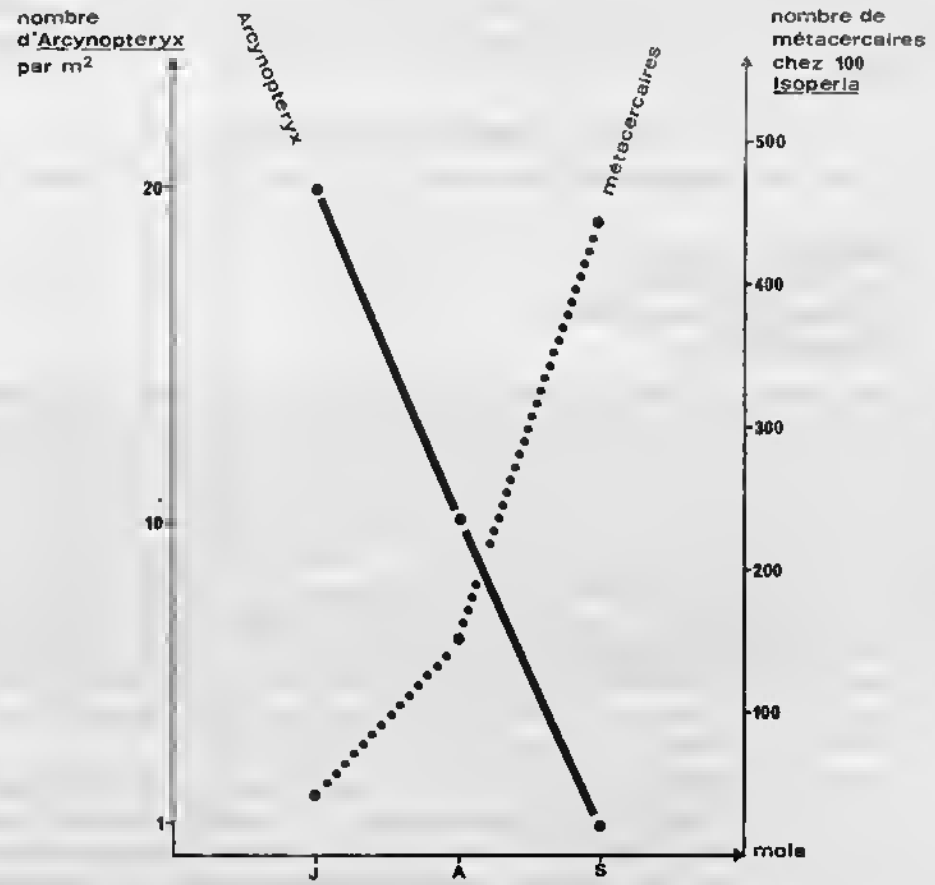


Fig. 41. — *Pseudocephalotrema pyrenaica*. Relation entre le taux d'infestation des *Isoperla* et la densité des larves d'*Arcynopteryx*, à la station 38.

β. — L'étude de l'évolution du parasitisme de la population des *Arcynopteryx* montre que leur infestation s'effectue de façon continue pendant tout le cycle biologique. La courbe de contamination métacercarienne laisse apparaître cependant deux périodes d'intense infestation (en Automne et en Été) : le profil de la courbe (qui traduit la valeur de l'incidence du parasitisme) est sensiblement le même pendant ces deux périodes. Pendant la saison bivernale (de janvier à mai) la pente de la courbe est nettement moins forte. Il apparaît à l'évidence que la diminution de l'émission cercarienne par suite des basses températures de l'eau (fi. 54) et de l'absence d'éclairement est le facteur essentiellement responsable de la baisse de l'incidence du parasitisme. Il convient de noter cependant que l'émission cercarienne, bien que réduite, se poursuit en Hiver malgré les facteurs abiotiques très défavorables. *La*

Source : MNHN, Paris

transmission du parasite au deuxième hôte intermédiaire se réalise donc de façon continue pendant tout le cycle annuel. Ceci confirme parfaitement les données que nous avons exposées sur la dynamique du parasitisme chez le Mollusque. La remontée de la courbe de température à partir du mois de mai (fig. 35) s'accompagne d'une reprise intensive de l'émission cercarienne.

γ. — Sur le plan de l'écologie de la transmission, nous ne pouvons manquer de souligner l'importance que revêt l'adaptation du parasite à deux espèces de Plécoptères montrant un cycle biologique légèrement décalé dans le temps. Au mois de septembre, en effet, le nombre de larves de *Arcynopteryx* présentes dans la station est très faible, alors que la population larvaire des *Isoperla* est encore relativement importante. *L'émergence plus tardive des* Isoperla *rend ainsi possible une infestation continue de l'hôte définitif au cours du cycle annuel.*

δ. — Le tableau 12 montre que les taux d'infestation des deux hôtes observés au cours des mêmes mois des années 1972 et 1973 sont très voisins. On peut donc penser que les processus de transmission parasitaire du premier au deuxième hôte intermédiaire offrent un caractère relativement stable d'une année à l'autre.

b. — Cycle de *Skrjabinophyetus neomydis.*

La métacercaire de *S. neomydis* a été rencontrée dans la station 38 chez les hôtes intermédiaires suivants :

Arcynopteryx compacta ;
Potamophylax cingulatus ;
Chaetopterygopsis maclachlami ;
Chaetopterygopsis sp.

Le taux d'infestation des espèces *Arcynopteryx compacta* et *Chaetopteryx maclachlami* est toujours extrêmement faible par rapport à celui des deux autres vecteurs. Ces deux espèces cohabitent au cours de leur cycle biologique au moins avec un hôte nettement plus attractif sur les cercaires de *S. neomydis*, ce qui explique que leur niveau d'infestation reste ainsi très bas. Il est de plus intéressant de noter que le niveau de parasitisme de *Arcynopteryx compacta* est toujours supérieur à celui de *Chaetopterygopsis maclachlami*. En septembre 1973, nous avons compté en moyenne 90 métacercaires chez 100 *A. compacta* et 10 chez 100 *Ch. maclachlami*. La hiérarchie entre ces deux hôtes vis-à-vis de la cercaire de *S. neomydis* apparaît donc conforme à nos résultats expérimentaux. A la station 38, seuls les Trichoptères *Potamophylax cingulatus* et *Chaetopterygopsis* sp. jouent donc un rôle effectif dans la transmission du parasite à l'hôte définitif. C'est pourquoi nous avons limité l'étude de la dynamique du parasitisme chez le vecteur à ces seuls Trichoptères. Le graphique de la figure 42 illustre les particularités de l'évolution de la population métacercarienne chez ces hôtes.

α. — La courbe du parasitisme des vecteurs montre que la période allant du mois de mai au mois de décembre correspond à une période d'intense infestation. Pendant la saison hivernale, la pente très faible de la courbe du parasitisme traduit au contraire une période d'infestation ralentie. Cette dynamique de l'infestation, identique à celle que nous avons mise en évidence dans le cycle de *P. pyrenaica*, est en rapport très étroit avec les variations de la courbe de température de l'eau du biotope.

Il est à noter que, dans le cycle de *S. neomydis* comme dans celui de *P. pyrenaica*, la charge métacercarienne augmente tout de même en Hiver, malgré les basses températures de l'eau (+ 0°5 C en moyenne).

β. — L'adaptation de la métacercaire de *S. neomydis* à deux espèces de Trichoptères dont les cycles biologiques se succèdent dans le temps apparaît remarquable au plan de l'écologie. Le biotope est en effet toujours peuplé au moins par les larves de l'une des espèces. *L'infestation de l'hôte définitif peut dans ces conditions avoir lieu pendant la totalité du cycle annuel.* En Automne et en Hiver, la transmission parasitaire est assurée par *Chaetopterygopsis* sp., au Printemps et en Été, par *Potamophylax cingulatus. Ces deux espèces sont des vecteurs vicariants dans le temps.*

γ. — Les niveaux de contamination de *P. cingulatus* notés pendant les divers prélèvements de 1973 sont très proches de ceux de 1972 (tableau 13). Pendant notre période d'étude allant de 1971

Source : MNHN, Paris

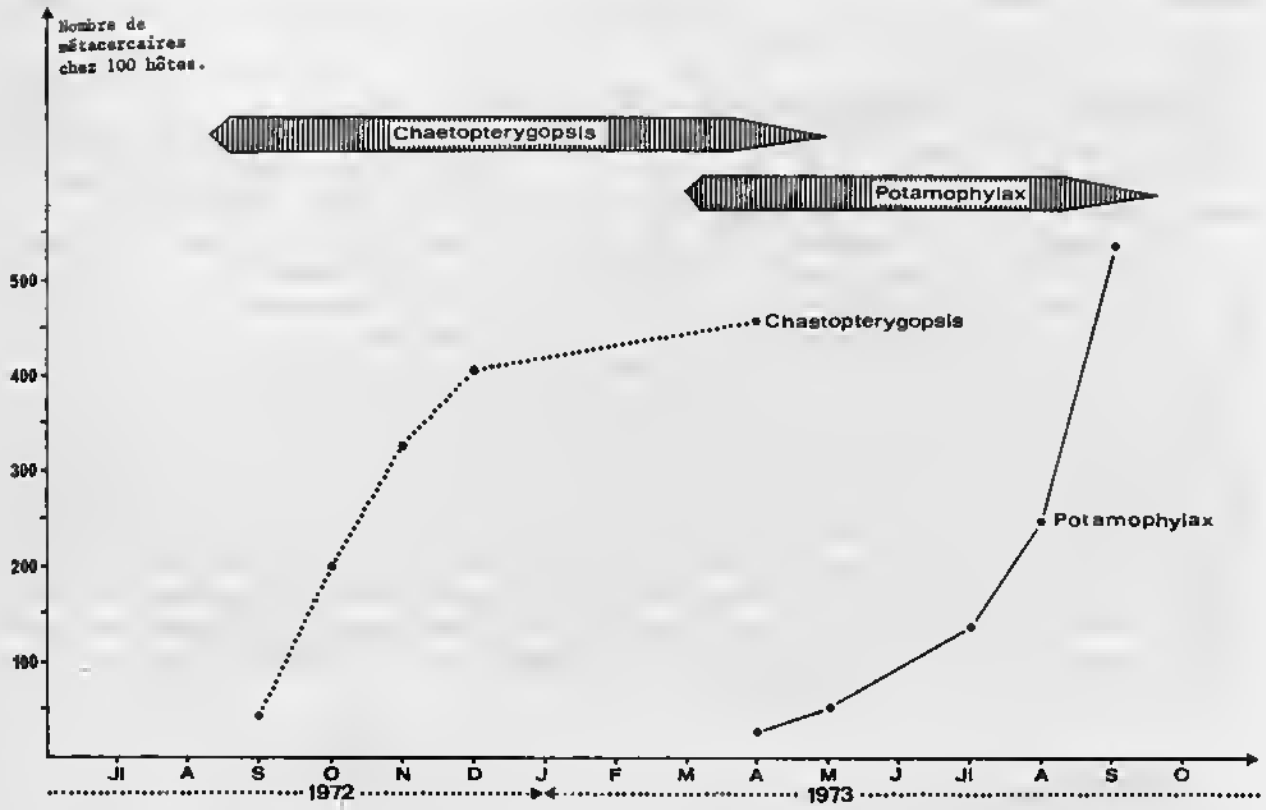


FIG. 42. — *Skrjabinophyetus neomydis*. Variation du taux d'infestation des deuxièmes hôtes intermédiaires au cours de l'année, à la station 38.

à 1974, nous avons pu vérifier que l'intensité de l'infestation des vecteurs ne montrait pas de variations sensibles d'une année à l'autre. Les processus de transmission parasitaire offrent donc dans le cycle de *S. neomydis* comme dans celui de *P. pyrenoica* une remarquable stabilité.

2. — Modalités de la transmission au niveau de la station 29.

La station 29 comprend un ensemble de sources froides dont les eaux s'écoulent pendant une centaine de mètres sous la forme de ruissellements. Les divers ruissellements finissent par confluer pour donner naissance à un ruisseau au courant rapide. Comme nous l'avons signalé plus haut (4e partie, chap. 1), la population de *Bythinella* habite exclusivement la zone des ruissellements colonisée par le groupement à *Saxifraga aquatica*. Le Mollusque n'a jamais été rencontré dans le ruisseau. Nous pensons que l'importance du courant dans le ruisseau (vitesse > 1 m/s) constitue un des principaux facteurs limitants qui s'opposent à l'installation du Prosobranche.

La dynamique de l'infestation du deuxième hôte intermédiaire a été étudiée au niveau de cette station pour les cycles de *Pseudocephalotrema pyrenoica* et *Skrjabinophyetus neomydis*. L'enneigement très important existant dans ce biotope pendant une grande partie de l'année ne nous a pas permis de suivre l'infestation des hôtes vecteurs au cours de la totalité du cycle annuel.

a. — Cycle de *Pseudocephalotrema pyrenaica*.

La transmission de ce Digène à l'hôte définitif est assurée par deux espèces de Plécoptères : *Arcynopteryx compacta* et *Isoperla viridinervis*. La première espèce habite exclusivement le ruisseau : elle ne s'observe jamais dans l'eau des ruissellements. La deuxième espèce colonise par contre les deux

Source . MNHN, Paris

biotopes. Nous examinerons les modalités de la dynamique de la contamination du vecteur successivement dans la zone des ruissellements et dans le ruisseau.

α. — Dynamique de la contamination dans la zone des ruissellements.

Un seul hôte vecteur est rencontré dans le biotope des sources, *I. viridinervis*. La courbe de contamination de cet bôte (fig. 43) reflète l'existence d'un niveau de parasitisme particulièrement élevé. L'importance de la charge en métacercaires semble relever de plusieurs facteurs :

— la cohabitation très étroite du Mollusque — hôte et du vecteur. Nous avons en effet signalé que *B. reyniesii* avait été recensé exclusivement dans la zone des ruissellements ;

— l'absence de « compétition » entre hôtes vecteurs vis-à-vis de la cercaire *P. pyrenaica*, ce qui contribue à assurer une infestation très forte de l'unique hôte présent ;

— les caractéristiques spécifiques du biotope des sources. La densité du peuplement botanique de ces zones freine de façon constante l'écoulement de l'eau qui perle à la surface du sol. Le courant est toujours très faible dans ces milieux (< 0,5 m/s). Il en résulte que les cercaires émises vont pouvoir évoluer pendant très longtemps au sein de la population des *Isoperla*, avant d'être entraînées hors de la zone des ruissellements. La population cercarienne sera dans ces conditions particulièrement importante dans ce milieu très calme, ce qui rendra possible une contamination élevée des *I. viridinervis*. Nous pensons que la présence d'une épaisse couche de neige en Hiver contribue à ralentir encore plus l'écoulement de l'eau dans le milieu, permettant dans ces conditions le maintien d'un « pool » relativement élevé de cercaires, malgré une émission réduite. Nous pouvons en effet juger sur notre graphique que la charge en métacercaires des *Isoperla* est déjà assez forte (2 000 métacercaires chez 100 hôtes) à la fin de la période d'enneigement (mai).

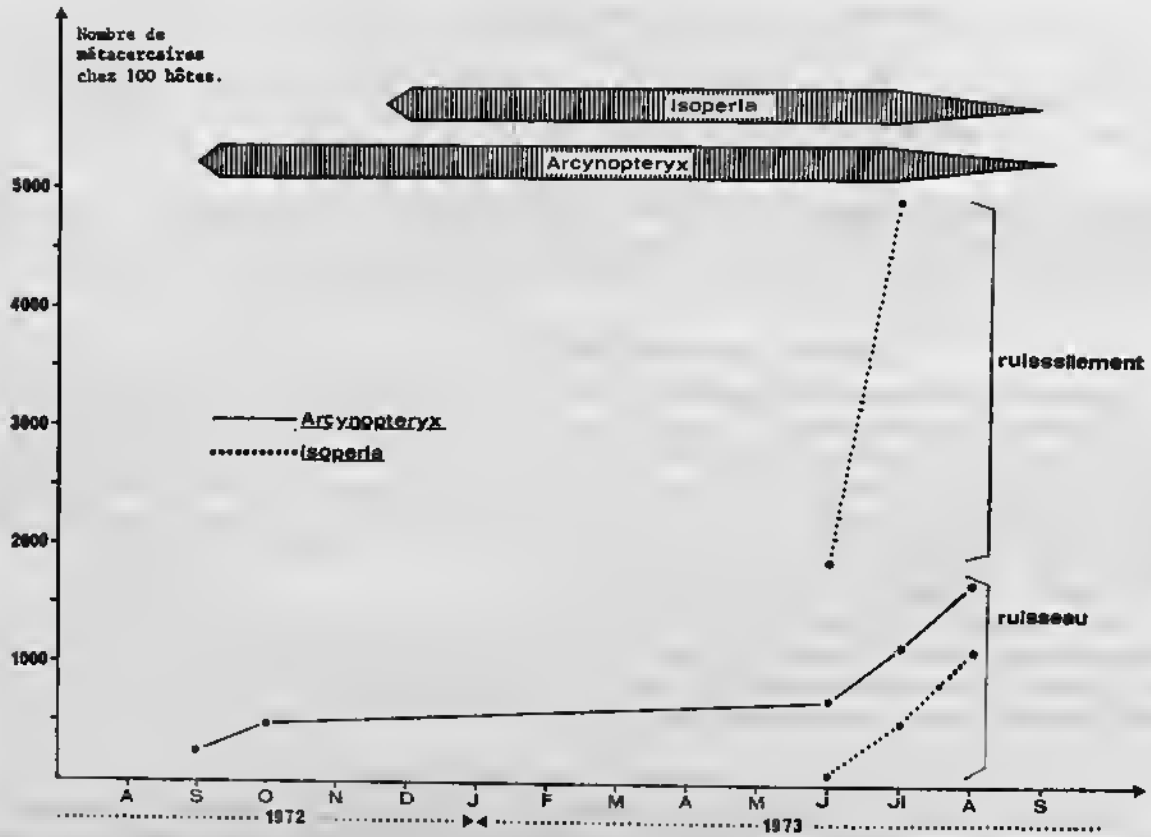


Fig. 43. — *Pseudocephalotrema pyrenaica*. Variation du taux d'infestation des deuxièmes hôtes intermédiaires au cours de l'année, à la station 29.

Source : MNHN, Paris

β. — Dynamique de la contamination dans le ruisseau.

Dans ce biotope vivent les deux espèces de Plécoptères. Pour *A. compacta*, nous avons pu suivre l'évolution du parasitisme au début et à la fin de sa vie larvaire. Nous pouvons constater (fig. 43) que l'infestation du vecteur s'effectue de façon continue durant toute sa période de vie aquatique. La courbe de contamination montre cependant une pente très faible en saison hivernale : l'incidence mensuelle au cours de cette période est en moyenne de 25 métacercaires pour 100 bôtes.

Le niveau de l'infestation métacercarienne des *Isoperla viridinervis* vivant dans le ruisseau apparaît toujours au cours des divers prélèvements inférieur à celui de *Arcynapteryx compacta*. Ce fait semblerait traduire l'existence d'un tropisme préférentiel des cercaires en faveur de *A. compacta*. Le calcul de l'incidence mensuelle de l'infestation des deux espèces montre néanmoins que celle-ci est très voisine aussi bien en juillet qu'en août (500 métacercaires en moyenne s'enkystent pas mois chez 100 bôtes). L'existence de niveaux d'infestation différents chez les deux Plécoptères nous semble être essentiellement liée au décalage des cycles biologiques des deux vecteurs. A l'époque (fin de l'Automne) où les jeunes larves de *Isoperla* apparaissent dans le biotope, les *Arcynopteryx* ont déjà subi une période d'infestation de l'ordre de 3 à 4 mois : la charge en métacercaires des *Arcynopteryx* à la fin de l'Automne est égale à environ 500 métacercaires pour 100 bôtes. La différence dans la durée de l'infestation des deux Plécoptères semble bien être un des facteurs essentiellement responsables de la différence existant dans les taux d'infestation de ces vecteurs à la fin de leur cycle biologique.

En ce qui concerne *A. compacta*, sa charge métacercarienne totale (observée chez la nymphe) est constituée en gros par deux stocks de métacercaires d'âge différent :

— Un premier stock, peu important, qui a pour origine les infestations du début de la période larvaire (Automne) ;

— Un deuxième stock, plus important, qui se forme à partir des contaminations de la fin du Printemps et de l'Été de l'année suivante.

Dans le cas de *I. viridinervis*, la charge en métacercaires se constitue en grande partie pendant la période larvaire préimaginale (du début juillet à la fin août).

Il ressort de l'analyse qui précède que *I. viridinervis* n'est pas dans les conditions naturelles moins attractive que *A. compacta* sur les cercaires de *P. pyrenaica*. L'étude de la dynamique de l'infestation dans la station 38 a cependant montré que *A. compacta* exerçait sur les cercaires de *P. pyrenaica* une attraction beaucoup plus forte que celle de *I. pyrenaica*. *Nous avons donc là encore l'illustration du fait que deux hôtes du même genre n'ont pas forcément la même valeur pour la cercaire d'une espèce donnée.*

b. — Cycle de *Skrjabinophyetus neomydis*.

La métacercaire de *S. neomidys* a été découverte dans cette station seulement chez deux espèces d'Invertébrés :

Chaetopteryx sp. ;
Arcynopteryx compacta.

Le parasitisme des *A. compacta* reste toujours très faible (entre 20 et 30 métacercaires pour 100 bôtes). Cette espèce ne joue donc pas un rôle très important sur le plan quantitatif dans le processus de transmission parasitaire.

Seule l'espèce *Chaetopteryx* sp. est responsable du maintien en équilibre du cycle de ce Trématode dans cette station. Le cycle biologique de ce vecteur est pratiquement identique à celui des *Potamophylax cingulatus* de la station 38 (les premières larves apparaissent à la fin de l'Hiver, l'émergence a lieu à la fin de l'Été). L'absence, dans cette localité, d'un second vecteur dont le cycle biologique succéderait dans le temps à celui des *Chaetopteryx* sp., introduit une discontinuité très importante dans la transmission parasitaire. L'infestation de la Musaraigne aquatique ne peut dans ces conditions avoir lieu en Automne et en Hiver.

Source : MNHN, Paris

3. — Modalités de la transmission au niveau de la station 21.

Ce biotope est représenté par une résurgence située en Basse Cerdagne (1 150 m). La population des *Bythinella*, comme nous l'avons vu, colonise dans cette station une surface de rivière relativement importante. *Des Bythinella* peuvent en effet s'observer jusqu'à 300 m de la source de la résurgence et sur une largeur de 4 à 5 m.

La densité de la population par unité de surface est cependant très faible. Les *Bythinella* sont essentiellement localisés au sein du peuplement muscinal qui tapisse les parties immergées des pierres.

L'étude de l'évolution du parasitisme des hôtes intermédiaires a été menée au niveau des 100 premiers mètres de la résurgence. Nous avons suivi la dynamique de l'infestation du deuxième hôte intermédiaire chez les cycles de *Pseudocephalotrema pyrenaica* et *Skrjabinophyetus neomydis*.

a. — Cycle de *Pseudocephalotrema pyrenaica*.

Ce Digène évolue dans cette station chez une seule espèce de deuxième hôte intermédiaire : *Isoperla decipiens*. La courbe du parasitisme de cette espèce (fig. 44), presque linéaire, traduit une infestation très régulière pendant la totalité du cycle biologique de l'hôte. L'incidence mensuelle montre des fluctuations très peu marquées : le nombre de métacercaires qui s'enkystent par mois varie de 350 à 450 pour 100 hôtes. L'existence d'une contamination importante du vecteur au cours des mois d'Hiver est liée aux caractéristiques thermiques très particulières de ces milieux aquatiques. Nous n'avons pas en effet enregistré durant toute la durée de notre étude de minima hivernaux inférieurs à + 7° C. L'émission cercarienne peut dans ces conditions se maintenir à un niveau important en Hiver et permettre une infestation élevée du deuxième hôte intermédiaire.

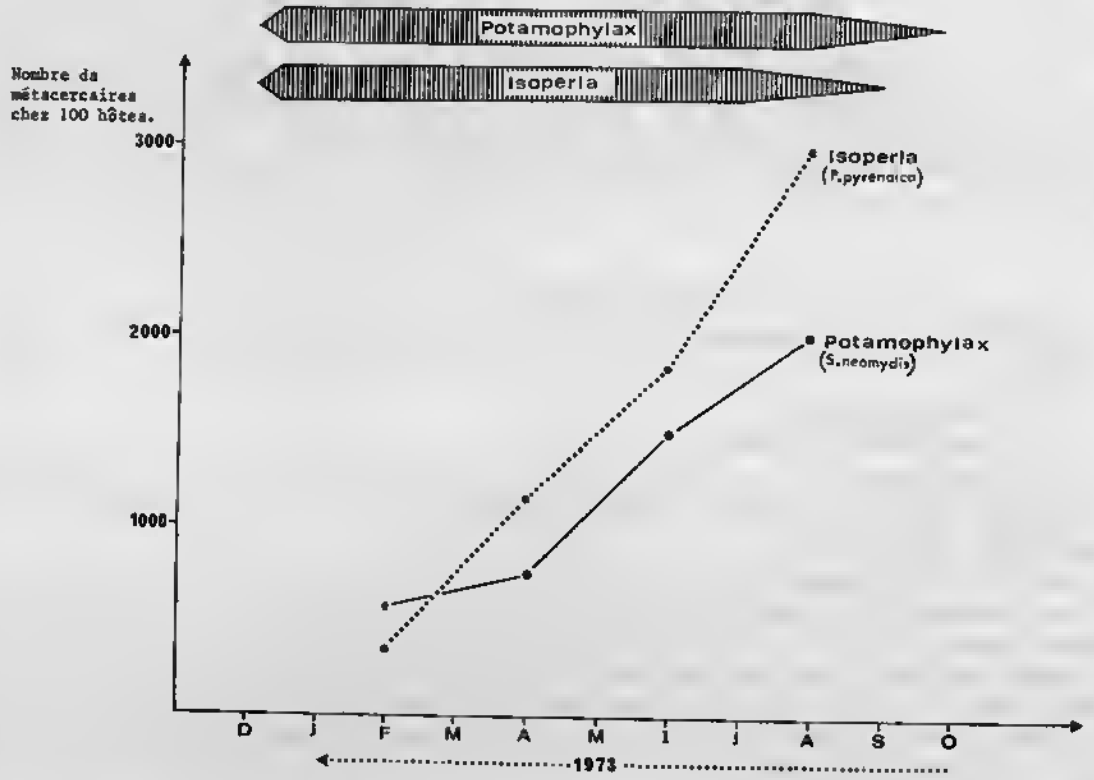


Fig. 44. — *Pseudocephalotrema pyrenaica* et *Skrjabinophyetus neomydis*. Variation du taux d'infestation du deuxième hôte intermédiaire au cours de l'année, à la station 21.

Source : MNHN, Paris

Il convient de souligner que la transmission de la parasitose à la Musaraigne ne présente pas dans cette station un caractère continu. En dehors de la période pendant laquelle se déroule le cycle biologique de l'unique hôte vecteur, la contamination de la Musaraigne ne peut avoir lieu.

b. — Cycle de *Skrjabinophyetus neomydis.*

Au stade métacercaire, ce Digène se rencontre dans la station 21 exclusivement chez le Trichoptère *Potamophylax cingulatus.*

La dynamique du parasitisme du deuxième hôte intermédiaire (fig. 44) montre des caractéristiques très proches de celles que nous venons d'exposer dans le cas de *P. pyrenaica* :

— l'infestation du deuxième hôte se fait de manière continue durant toute la durée de son cycle biologique ;

— l'incidence de la contamination demeure relativement importante au cours de la période hivernale ;

— le cycle biologique de l'unique deuxième hôte intermédiaire se déroulant entre les mois de janvier et de septembre, l'infestation de l'hôte définitif est interrompue en Automne.

4. — Modalités de la transmission au niveau de la station 26.

Nous sommes en présence ici aussi d'une résurgence de basse altitude (1 180 m). Sur le plan écologique, ce biotope offre cependant des caractères différents de ceux de la station 21 (voir 4e partie, chap. 1).

Le peuplement végétal y est notamment très différent : le lit de la résurgence est en effet colonisé par le groupement à *Nasturtium officinale.* Nous avons indiqué que la population de *Bythinella* atteignait son épanouissement optimum dans la zone où le groupement floristique présentait lui-même un recouvrement maximum : le Mollusque évolue en effet principalement sur les organes immergés des végétaux de l'association.

Nous avons suivi dans cette station l'évolution de l'infestation du deuxième hôte uniquement dans le cycle de *Skrjabinophyetus neomydis.* Cette station n'étant en effet peuplé par aucune espèce de Plécoptère du groupe des *Setipalpia*, le cycle de *Pseudocephalotrema pyrenaica* ne peut s'y dérouler.

S. neomydis évolue dans ce biotope chez une seule espèce de deuxième hôte intermédiaire, *Potamophylax cingulatus.* La courbe de contamination des *Potamophylax* (fig. 45) montre un profil très voisin de celui obtenu pour le même Digène au niveau de la station 21. L'infestation métacercarienne se réalise notamment ici aussi de manière continue pendant toute la période de la vie larvaire du vecteur. Il convient de noter que l'intensité mensuelle de la contamination devient extrêmement importante dans cette station à partir du mois de mars (de 700 à 1 300 métacercaires pour 100 hôtes). Il en résulte que le niveau du parasitisme des nymphes de *Potamophylax* atteint des valeurs considérablement élevées (8 000 métacercaires environ chez 100 individus). Ce chiffre apparaît comme le plus important que nous ayons observé chez le vecteur pour l'ensemble de nos parasites et de nos stations.

Le cycle biologique des *Potamophylax* étant strictement identique dans cette station et dans la station 21, la transmission de la distomatose au Vertébré offre ici aussi un caractère discontinu : l'infestation des Musaraignes n'a pas lieu pendant toute la saison automnale.

5. — Modalités de la transmission au niveau de la station 46.

La station 46 (2 100 m) est constituée par un ensemble de ruissellements de faible importance envahis par un groupement presque monospécifique, très dense, à *Nasturtium officinale.* La population de *Bythinella* y est très importante.

Cette localité représente le seul biotope d'altitude de notre région où cohabitent à la fois des *Bythinella* et des sangsues de l'espèce *Erpobdella octoculata.* Nous avons pu de ce fait suivre pendant la période estivale la contamination de l'Annélide par les métacercaires de *Nephrotrema truncatum.*

Source : MNHN, Paris

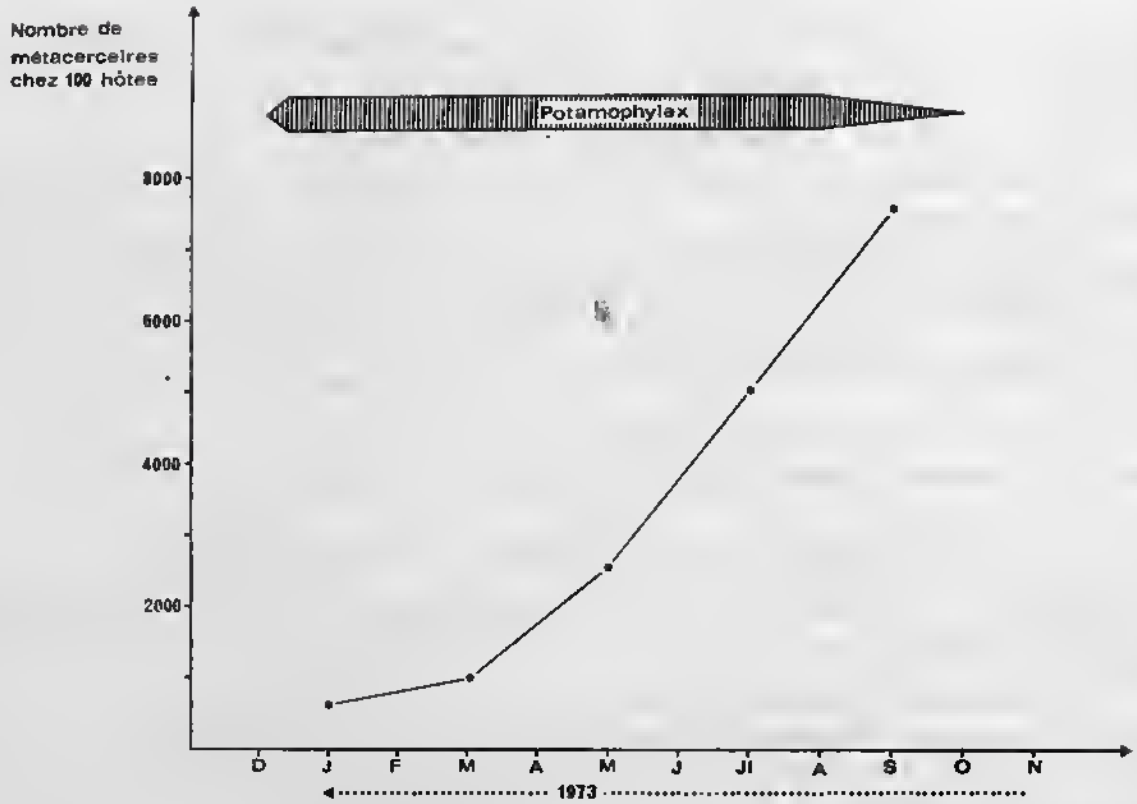


FIG. 45. — *Skrjabinophyetus neomydis*. Variation du taux d'infestation du deuxième hôte intermédiaire (*Potamophylax cingulatus*) au cours de l'année, à la station 26.

Le graphique de la figure 46 révèle deux profils d'infestation très différents.

Avant la période estivale, le niveau d'infestation des Sangsues est très bas (100 métacercaires). Ce faible taux de parasitisme est en relation avec les conditions thermiques très sévères qui sévissent dans cette station jusqu'à la fin du Printemps (les maxima journaliers ne dépassent pas encore + 2° C en mai). L'émission cercarienne va dans ces conditions être très réduite pendant la première partie du cycle biologique des Sangsues.

L'élévation de la température de l'eau de la station à partir du mois de juillet est marquée par un redressement spectaculaire du profil de l'infestation (le taux d'infestation est en septembre de 550 métacercaires).

L'étude de la biocénose des ruissellements de cette station nous a montré que la population des Tubificidés qui peuvent jouer aussi le rôle de vecteur dans le cycle était très peu importante. Nous pensons que ces hôtes possibles, de par leur faible importance numérique, ont un rôle très réduit, sur le plan quantitatif, dans le cycle de *N. truncatum*.

Ainsi seule l'espèce *Erpobdella octoculata* nous paraît responsable du maintien en équilibre du cycle de *N. truncatum* dans la station 46. Le cycle biologique de cette espèce se déroulant au Printemps et en Été, la transmission de la parasitose présentera dans ce cas aussi une discontinuité : l'infestation du Vertébré ne pourra avoir lieu en Automne et en Hiver.

6. — Conclusion générale concernant les phénomènes de transmission parasitaire entre le premier et le deuxième hôte intermédiaire dans les zones à *Bythinella*.

La dynamique de l'infestation du deuxième hôte dans les différentes stations à *Bythinella* montre plusieurs caractères remarquables. Ces caractères sont cependant différents suivant que l'on s'adresse aux biotopes d'altitude ou aux biotopes de Basse Cerdagne.

Source : MNHN, Paris

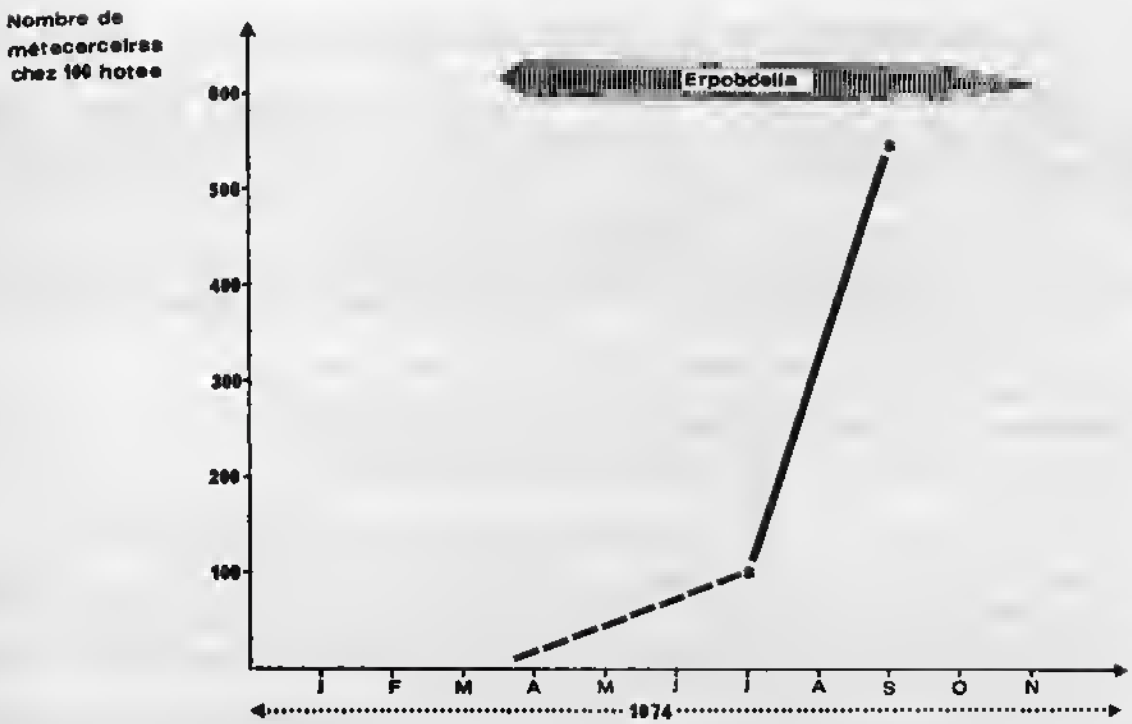


FIG. 46. — *Nephrotrema truncatum*. Variation du taux d'infestation du deuxième hôte intermédiaire (*Erpobdella octoculata*) pendant la saison estivale, à la station 46. ▬ ▬ ▬ Variation probable du parasitisme au cours du Printemps.

a. — Caractères de l'infestation dans les biotopes d'altitude.

— *L'infestation du deuxième hôte, quoique réduite, continue à s'observer pendant la période hivernale.* Bien que les stations d'altitude soient soumises à des conditions hivernales rigoureuses (enneigement important, température de l'eau très basse) paraissant *a priori* défavorables au déroulement des cycles, les courbes révèlent cependant que l'émission cercarienne n'est pas bloquée pendant les mois d'Hiver.

— *La transmission du parasite au Vertébré présente dans la plupart des cas un caractère continu.* Ceci est permis, soit grâce à l'adaptation du parasite à un hôte vecteur dont la vie larvaire dure une année (par exemple, dans le cycle de *P. pyrenaica*, à la station 38 : fig. 40), soit grâce à son adaptation à un spectre d'hôtes vecteurs dont les cycles se succèdent dans le temps (par exemple dans le cycle de *S. neomydis*, à la station 38 : fig. 42).

b. — Caractères de l'infestation dans les biotopes de Basse Cerdagne.

— *L'incidence de l'infestation du deuxième hôte reste relativement constante :* le profil de l'accroissement de l'infestation est très souvent proche d'une droite.

— *La transmission du parasite au Vertébré n'offre pas un caractère continu :* l'infestation de l'hôte définitif est interrompue pendant une partie du cycle annuel (Automne), puisque les Insectes vecteurs ont tous terminé leur émergence à ce moment-là.

— *Le niveau de l'infestation du deuxième hôte est d'une manière générale nettement plus important que dans les stations d'altitude :* l'importance de l'effectif de la population métacercarienne nous paraît devoir être interprétée comme un caractère adaptatif du cycle aux conditions spécifiques de la transmission hôte vecteur → hôte définitif ; elle compenserait en effet sur le plan démographique la discontinuité existant dans le cycle d'infestation de l'hôte Vertébré.

Source : MNHN, Paris

B. — *Modalités de la transmission du parasite au deuxième hôte hors du biotope à* Bythinella.

Nos recherches sur l'écologie de *B. reyniesii* ont montré que ce Mollusque se localise essentiellement dans les sources froides qui sont à l'origine des cours d'eau de la région. L'épidémiologie des cinq distomatoses de Soricidés révèle cependant que ces maladies ne s'observent pas uniquement dans les foyers à *Bythinella*. Elles sévissent le plus souvent sur toute la longueur des bassins versants, fréquemment jusqu'à une quinzaine de kilomètres des sources.

Cette extension des distomatoses est liée à un phénomène de dispersion passive des cercaires le long des cours d'eau avec le « drift » (c'est-à-dire l'ensemble des organismes vivants emportés par le courant).

Nous analyserons successivement :

— La mise en évidence de l'entraînement des cercaires avec le « drift ».
— La vicariance des hôtes des métacercaires le long des bassins.
— L'importance quantitative du phénomène de dispersion des cercaires.
— Les caractères généraux de l'infestation à distance des vecteurs.

1. — Mise en évidence de l'entraînement des cercaires avec le « drift ».

Parmi les cercaires qui ne parviennent pas à infester le deuxième hôte dans les biotopes à *Bythinella*, une partie finit par être entraînée par le courant et fait alors partie intégrante du « drift ».

Au cours de leur dérive, les cercaires vont pouvoir entrer en contact avec les vecteurs présents dans les différentes parties des bassins versants et les infester.

L'importance de la dispersion cercarienne sur le plan épidémiologique a pu être démontrée grâce à l'étude du parasitisme des deuxièmes hôtes le long des cours d'eau. Les modalités de la contamination des hôtes en dehors des biotopes à *Bythinella* ont été étudiées essentiellement pour le cycle de *Pseudocephalotrema pyrenaica* et celui de *Skrjabinophyetus neomydis*. Comme nous l'avons signalé plus haut, les études épidémiologiques chez les hôtes intermédiaires des cycles ne peuvent en effet être envisagées que pour les distomatoses les plus fréquentes.

Nous avons pu prouver la réalité de la dérive des cercaires le long d'un cours d'eau par une analyse fine des modalités de la transmission de *S. neomydis* dans la partie haute du réseau hydrographique de la Lladure.

Dans cette localité, le deuxième hôte de ce Trématode est l'espèce *Potamophylax cingulatus*, dont les larves benthiques et de grande taille ne subissent elles-mêmes aucune dérive appréciable comme l'a démontré Decamps (1967 *b*).

La disposition des lieux est la suivante (fig. 34) : le déversoir de l' « Estanyol de la Lladure » constitue un biotope extrêmement riche en *Bythinella* ; ce dernier rejoint la rivière de la Lladure par un petit bras à fort courant (donc dépourvu de *Bythinella*) et par un deuxième bras plus important qui débouche quelque 100 mètres en aval du précédent. Le premier bras, bien que dépourvu de Mollusque, est donc susceptible de rejeter dans la rivière des cercaires provenant du déversoir.

Pour le démontrer, nous avons effectué deux prélèvements, l'un, 100 mètres en amont de la confluence avec le petit bras (fig. 34 ; point B), l'autre, 80 mètres en aval de la confluence (fig. 34 ; point C). Les taux d'infestation des *Potamophylax*, exprimés en nombre de métacercaires pour 100 hôtes, sont de 0 en B et de 200 en C. Le parasitisme observé en C, niveau auquel ne vit pas le Mollusque, ne peut trouver son origine que dans un flux de cercaires venant de l'amont, puisque les larves de *Potamophylax* ne sont pas elles-mêmes entraînées. L'origine des cercaires ne peut se situer dans la rivière elle-même, car les *Potamophylax* du point B sont indemnes : *elle ne peut donc se situer que dans le déversoir*.

Cet exemple que nous avons choisi pour démontrer la réalité de la présence des cercaires dans le « drift » nous a montré de plus que, quantitativement, l'infestation des vecteurs se fait de manière très satisfaisante en dehors du foyer à *Bythinella*. En effet, au cœur même de ce foyer (fig. 34 ; point A), nous avons dénombré 520 métacercaires de *S. neomydis* chez 100 *P. cingulatus*, c'est-à-dire soit seulement deux fois et demi plus qu'au point C, situé 150 m en aval.

Source : MNHN, Paris

2. — Vicariance des hôtes des métacercaires le long des bassins versants.

Nos recherches expérimentales ont démontré que le spectre d'hôtes susceptibles d'héberger les métacercaires de nos Digènes était pour plusieurs de ceux-ci remarquablement étendu. Or, dans nos cours d'eau pyrénéens, la situation des vallées est réglée en priorité par l'altitude. Il en résulte que les cercaires, une fois sorties du foyer à *Bythinella*, pourront rencontrer des hôtes possibles différents au cours de leur descente vers les parties basses des bassins.

Nous indiquons (fig. 47) à titre d'exemple la répartition altitudinale des hôtes, que nous avons trouvés porteurs de métacercaires de *P. pyrenaica* et de *S. neomydis*, le long des trois vallées types qui ont constitué le cadre de notre étude du phénomène de dérive cercarienne.

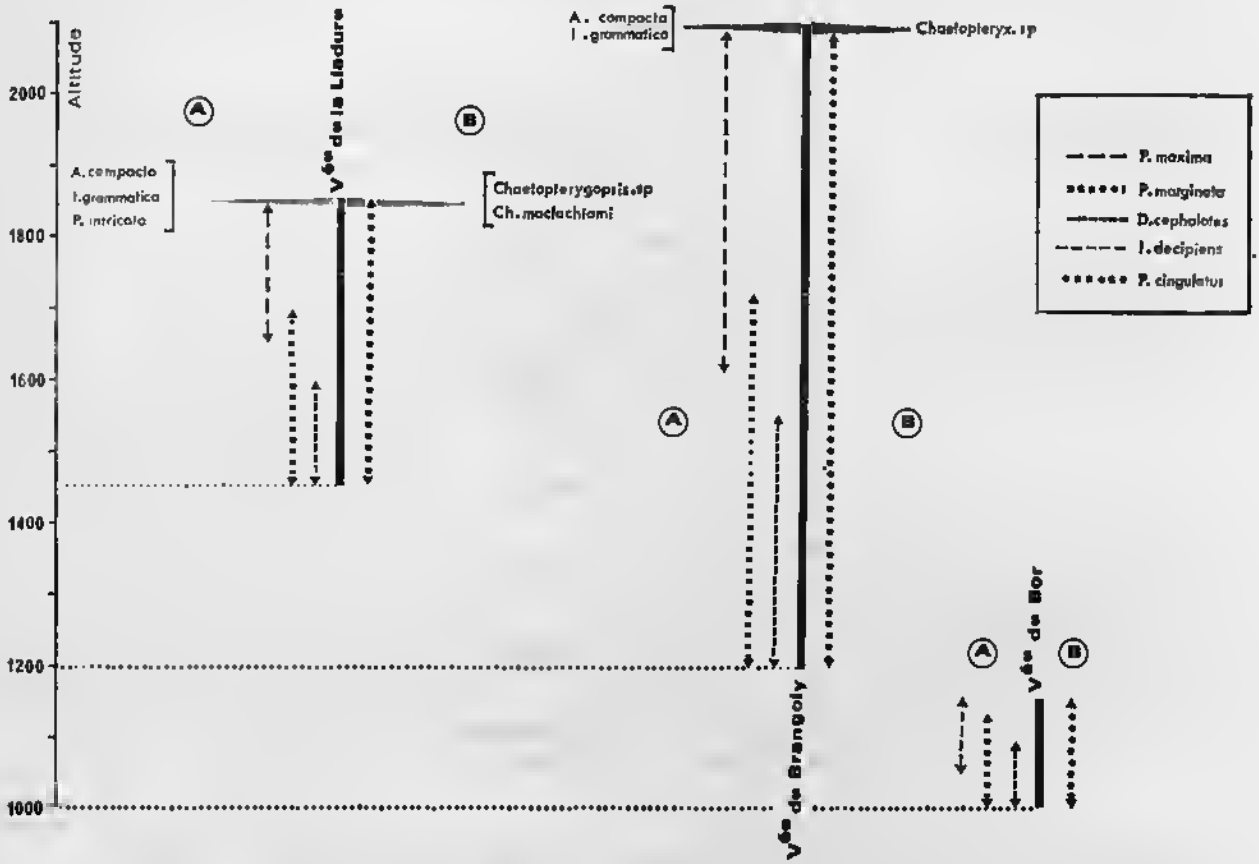


Fig. 47. — Répartition altitudinale des hôtes vecteurs impliqués dans les cycles de *Pseudocephalotrema pyrenaica* A et *Skrjabinophyetus neomydis* B, dans les vallées de la Lladure, de Brangoly et de Bor.

Le schèma montre que le phénomène de remplacement des hôtes le long des cours d'eau, qui représente une authentique vicariance, est beaucoup plus marqué pour le cycle de *P. pyrenaica* que pour celui de *S. neomydis*. Au niveau des trois vallées, nous notons en effet que, hors du biotope à *Bythinella*, la transmission du parasite est assurée, dans le cas de *P. pyrenaica*, par trois vecteurs qui se remplacent d'amont en aval, dans le cas de *S. neomydis*, par un vecteur unique qui peuple toute la vallée.

Dans le domaine de la répartition altitudinale des Plécoptères impliqués dans le cycle de *P. pyrenaica*, il nous paraît important de souligner que la position altitudinale relative des espèces que nous avons observée (fig. 47) est totalement conforme à celle notée par Berthelemy (1966) pour les Pyrénées Centrales (voir tableau 14 : les Plécoptères concernés dans le cycle de *P. pyrenaica* sont en italique).

Source : MNHN, Paris

Tableau 14.

1. — Capnia vidua
2. — *Arcynopteryx compacta*
3. — *Perlodes intricata*
4. — Protonemura vandelli
5. — *Isoperla viridinervis*
6. — Nsmurella picteti
7. — Leuctra kempnyi
8. — *Perla maxima*
9. — Leuctra prima
10. — Leuctra inermis
11. — Chloroperla torrentium
12. — Leuctra alosi
13. — Nemoura cinerea
14. — Protonemura praecox
15. — Amphinemura sulcicollis
16. — Leuctra aurita
17. — *Perla marginata*
18. — Brachyptera seticornis
19. — Protonemura intricata
20. — *Dinocras cephalotes*
21. — Protonemura meyeri
22. — Leuctra hippopus
23. — Isoperla grammatica
24. — Brachyptera risi
25. — Leuctra fusca
26. — Perlodes microcephala
27. — Capnia bifrons
28. — Perlodes burmeisteriana
29. — Brachyptera braueri
30. — Perlodes dispar
31. — Isogenus nubecula
32. — Marthamea vitrepennis

Il ressort de l'examen de l'ensemble des prélèvements de faune ayant servi à nos enquêtes épidémiologiques que les modèles de distribution altitudinale des hôtes vecteurs que nous rapportons présentent un caractère général. Dans la majorité des affluents du réseau supérieur du Sègre, les vecteurs concernés dans les cycles de *P. pyrenaica* et de *S. neomydis* sont les mêmes que ceux de la vallée de la Lladure et leur répartition altitudinale est identique. De même, dans les vallées calcaires de la Cerdagne espagnole, les hôtes vecteurs des deux Digènes et leur position relative d'amont en aval sont similaires à ceux de la vallée de Bor.

Les seules modifications des schémas types de répartition ont trait à des remplacements locaux d'une espèce donnée par une espèce vicariante : par exemple, à la vallée du ruisseau du Moulin, le Plécoptère *Isoperla viridinervis* occupe dans l'échelle de répartition la place de *I. pyrenaica* ; dans cette vallée aussi, le Trichoptère *Potamophylax cingulatus* n'existe pas et est remplacé par une espèce vicariante, montrant la même amplitude altitudinale : *Chaetopteryx* sp.

Source : MNHN, Paris

En résumé, dans l'ensemble des vallées de notre région, l'aspect qualitatif de la transmission de *P. pyrenaica* et de *S. neomydis* au deuxième hôte intermédiaire est fondamentalement différent chez les deux Digènes :

— dans le cas de *P. pyrenaica*, le parasite est adapté à *un spectre d'hôtes dont les aires de distribution se succèdent* (en se recoupant plus ou moins) *le long des vallées* ;

— dans le cas de *S. neomydis*, la transmission se fait avant tout par *un hôte intermédiaire à large répartition altitudinale.*

Pour les trois autres cycles de Digènes que nous étudions, les aspects qualitatifs de la transmission au niveau du vecteur se ramènent soit à l'un, soit à l'autre des modèles analysés.

Chez *Skrjabinophyetus soricis*, la transmission se réalise avec les mêmes hôtes vecteurs que pour *S. neomydis.*

Dans le cycle de *Euryhelmis squamula*, la transmission est assurée par un hôte vecteur unique, *Rana temporaria.*

Enfin, au niveau du cycle de *Nephrotrema truncatum*, il semblerait que de façon générale le rôle de vecteur soit dévolu, au-dessus de 1 400 m d'altitude, à des Tubificidés, au-dessous de cette altitude, à la Sangsue *Erpobdella octoculata.* Le cas particulier de la station 46 a été analysé plus haut.

3. — Importance quantitative du phénomène de dispersion des cercaires.

Ayant mis en évidence l'entraînement des cercaires avec le « drift » et localisé des hôtes porteurs de métacercaires à distance des sources, nous avons étudié quantitativement la distribution des populations de métacercaires le long des bassins.

Nous avons conduit cette étude dans trois vallées choisies en raison de leurs particularités sur les plans hydrologique et faunistique :

1) La Lladure.
2) La rivière de Bor.
3) La rivière de Brangoly.

Dans chaque vallée, nous avons effectué à la même date un prélèvement de vecteurs dans le biotope à *Bythinella* et une série de prélèvements échelonnés à des distances croissantes de ce biotope. Nous avons établi ainsi des histogrammes représentant le nombre de métacercaires pour 100 vecteurs. Dans le but de rendre la comparaison aussi cohérente que possible entre les différents niveaux, nous avons tenu compte seulement du ou des vecteurs dominants, négligeant volontairement dans la statistique ceux qui ne jouaient qu'un rôle quantitativement accessoire.

Nous examinerons pour chacune des vallées le cas de *P. pyrenaica* et de *S. neomydis.*

1) Vallée de la Lladure :

La rivière de la Lladure naît à 2 250 m d'altitude (étangs de Camporeys) et se jette, après un parcours sinueux de 12 km de longueur, dans le lac de Formiguères, situé à 1 450 m d'altitude. Ses eaux, très peu minéralisées, en raison de la nature essentiellement cristalline du sol, montrent une amplitude thermique annuelle très forte (+ 0°5 — + 15° C).

Le choix de cette vallée pour cette étude quantitative du phénomène de dispersion des cercaires a été motivé par plusieurs raisons :

— la présence dans la partie haute du bassin versant d'une population de *Bythinella* importante et bien parasitée ;

— l'existence d'un spectre étendu d'hôtes vecteurs en rapport avec la longueur du cours d'eau (fig. 47) ;

— l'accessibilité aisée des divers points de la vallée que nous avons choisis comme stations de prélèvements.

L'étude quantitative de la distribution de la population métacercarienne le long de la vallée a été poursuivie pendant deux années consécutives (en 1972 et en 1973) à la même période (première semaine d'août).

Source : MNHN, Paris

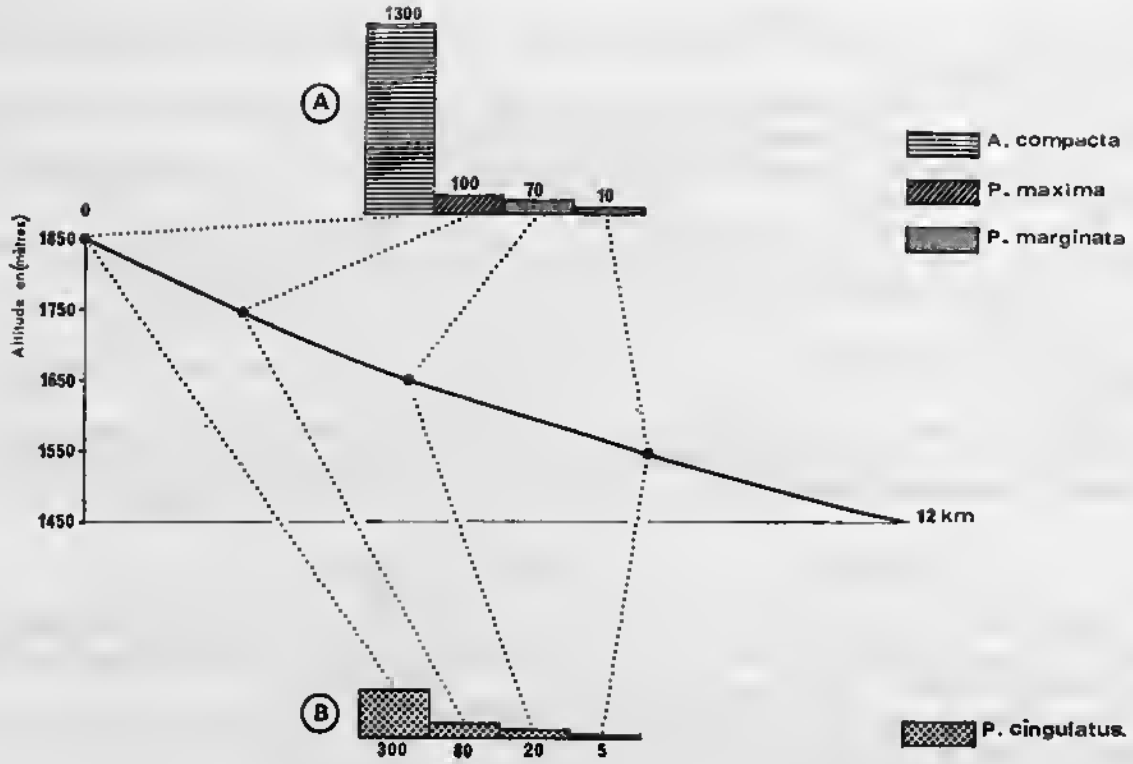


FIG. 48. — Variation du taux d'infestation des hôtes vecteurs de *Pseudocephalotrema pyrenaica* A et de *Skrjabinophyetus neomydis* B le long de la vallée de la Lladure (transect effectué en août 1972).

Nous avons étudié le parasitisme des hôtes vecteurs des deux cycles selon un transect longitudinal partant du foyer à *Bythinella*, qui comprenait 4 points de prélèvements en 1972 (fig. 48) et 5 en 1973 (fig. 49) :

— 1er point, à 1 850 m d'altitude, au cœur du foyer à *Bythinella* (station 38) ;
— 2e point (station 40), à 1 830 m d'altitude, situé à 500 m de la station précédente. Ce point d'étude n'a été retenu qu'en 1973 ;
— 3e point (station 41), à 1 750 m d'altitude, situé à 3 km du foyer à *Bythinella* ;
— 4e point (station 42), à 1 650 m d'altitude, situé à 6 km du foyer à *Bythinella* ;
— 5e point (station 43), à 1 550 m d'altitude, situé à 9 km du foyer à *Bythinella*.

En chaque point, 30 hôtes étaient prélevés pour chaque cycle.

En ce qui concerne le cycle de *P. pyrenaica*, la métacercaire n'est pas hébergée par les mêmes vecteurs aux 5 points (confert fig. 47) : elle parasite essentiellement en 1, *Arcynopteryx compacta*, en 2 et 3, *Perla maxima*, en 4 et 5, *Perla marginata*.

Dans le cas du cycle de *S. neomydis*, au contraire, la métacercaire se rencontre chez le même vecteur (*Potamophylax cingulatus*) sur toute la vallée.

a. — Résultats du transect effectué en 1972 (fig. 48).

Cette étude épidémiologique révèle la présence, dans le cas de deux parasitoses, d'hôtes infestés à tous les niveaux du transect, démontrant par là l'importance du flux cercarien dans ce bassin versant. fl est remarquable de noter que l'infestation des hôtes vecteurs peut avoir lieu à des distances considérables de la source d'émission : dans notre transect, une positivité des vecteurs de *P. pyrenaica* et *S. neomydis* peut en effet être mise en évidence à 9 km du foyer à *Bythinella*.

Il aurait été intéressant d'avoir pu étudier le parasitisme des hôtes des deux Digènes au niveau du point le plus bas de la vallée, situé à 12 km de la source d'émission cercarienne. Cela ne nous a pas

Source : MNHN, Paris

été possible, car les hôtes intermédiaires sont absents dans la partie terminale du bassin versant. A ce niveau, en effet, la rivière est polluée par les eaux usées du village de Formiguères. Nous montrerons plus loin que la dérive cercarienne peut être responsable de la contamination d'hôtes vivant effectivement à une quinzaine de kilomètres du biotope à *Bythinella*.

Les diagrammes relatifs à chacune des deux parasitoses mettent en évidence l'existence d'une relation très nette entre le niveau de parasitisme des hôtes et la distance du point de prélèvement au foyer à *Bythinella* : à mesure que l'on s'éloigne de l'aire d'émission cercarienne, la contamination diminue de façon très nette. Ce gradient décroissant du niveau d'infestation doit être relié à une diminution corrélative du « pool » des cercaires disponibles pour la contamination des hôtes. Le « drift » comprend en effet un nombre de cercaires des deux espèces de moins en moins important le long du cours d'eau. Les causes de cet appauvrissement progressif sont essentiellement liées :

— à l'infestation des vecteurs ;
— à la mortalité naturelle ;
— à la mortalité par prédation.

Le niveau de contamination des hôtes permettant d'apprécier quantitativement la dérive cercarienne, il est remarquable de noter que celle-ci est presque aussi importante pour la cercaire de *S. neomydis* que pour celle de *P. pyrenaica*. Les différences dans les niveaux d'infestation des vecteurs nous paraissent essentiellement liées à l'existence d'une émission de cercaires de *P. pyrenaica* quantitativement plus forte. On aurait en effet pu s'attendre à ce que la durée de la dérive soit plus courte chez les cercaires sans queue ou à queue très réduite (cas de *S. neomydis*). Il semble donc que l'aptitude des cercaires à la dérive ne soit pas directement en rapport avec le développement de leur organe locomoteur.

b. — Résultats du transect effectué en 1973 (fig. 49).

Ce transect comporte, par rapport au précédent, un point de prélèvement intermédiaire entre les altitudes 1 850 et 1 750 m. Les diagrammes mettent en relief une décroissance quantitative de la population métacercarienne des deux Digènes le long de la vallée du même ordre que celle notée en 1972. Seuls les niveaux d'infestation apparaissent un peu plus élevés. Il convient de noter qu'un accroissement du niveau de parasitisme des hôtes vecteurs des stations à *Bythinella* avait été aussi mis en évidence en 1973 (voir tableaux 12 et 13).

Ce transect permet de confirmer l'importance que revêt sur le plan épidémiologique la dérive des cercaires dans cette vallée. Ce phénomène doit être considéré comme un élément fondamental de l'écologie de la transmission des parasitoses que nous avons étudiées.

2) Vallée de Brangoly :

La rivière de Brangoly prend sa source à 2 180 m d'altitude au pied du Pic Carlit et se jette dans la rivière d'Angoustrine au niveau du village d'Ur (1 200 m d'altitude). Son cours, long de 10 km, traverse exclusivement des terrains de nature cristalline (granit) ou schisteuse. Ses eaux sont caractérisées par :

— leur faible minéralisation (conductivité toujours inférieure à 55 µmhos/cm/cm²) ;
— leur amplitude thermique importante au cours du cycle annuel (0°5 — 17° C).

Nous avons choisi la rivière de Brangoly pour notre étude essentiellement à cause de la pureté de ses eaux. L'absence de concentration humaine importante sur toute la longueur de son cours la protège en effet des effets de la pollution qui, comme nous l'analyserons plus loin, peuvent avoir des incidences très marquées sur la chronologie des distomatoses.

Les prélèvements ont été effectués au mois d'août 1972 en 3 points (Pl. 20) :

— à 2 180 m d'altitude, au niveau du foyer à *Bythinella* (station 34) ;
— à 1 460 m d'altitude, au niveau de la station 35, située à 4 km du biotope précédent ;
— à 1 220 m d'altitude, au niveau de la station 14, située à 10 km du foyer à *Bythinella*.

L'histogramme du parasitisme par *P. pyrenaica* concerne, dans la zone à *Bythinella*, exclusivement le Plécoptère *Isoperla pyrenoica*. Cette station abrite aussi l'espèce *Arcynopteryx compacta*

Source : MNHN, Paris

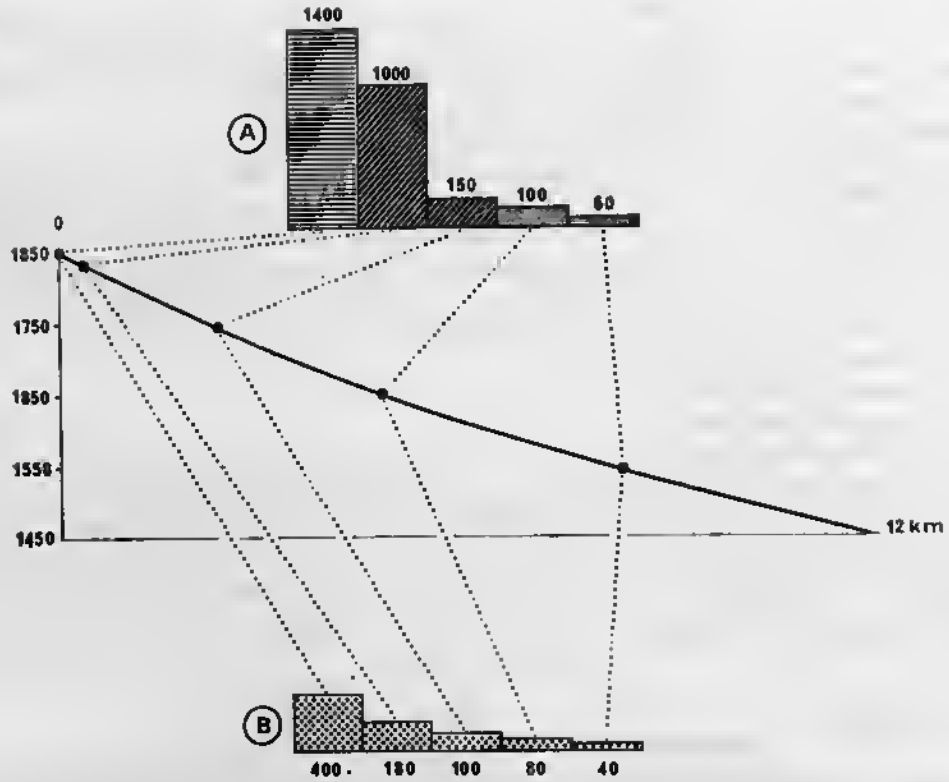


FIG. 49. — Variation du taux d'infestation des hôtes vecteurs de *Pseudocephalotrema pyrenaica* A et de *Skrjabinophyetus neomydis* B le long de la vallée de la Lladure (transect effectué en août 1973).

(fig. 47). En raison de l'époque tardive (fin août) à laquelle nous avons fait le prélèvement, nous n'avons rencontré que quelques rares larves de cette espèce dans l'eau, ce qui ne nous a pas permis de faire une étude quantitative de leur parasitisme. Au niveau des deux autres stations, c'est l'espèce *Perla marginata* qui joue le rôle de deuxième hôte intermédiaire.

Dans le cas du cycle de *S. neomydis*, le deuxième hôte intermédiaire est représenté dans le foyer à *Bythinella* par l'espèce *Chaetopteryx* sp. et dans le reste de la vallée par l'espèce *Potamophylax cingulatus*. Nous n'avons pas représenté l'histogramme concernant le parasitisme par *S. neomydis* au niveau du deuxième point. Au moment du prélèvement, nous n'avons pas en effet trouvé d'hôte vecteur dans cette station, probablement aussi à cause de la période tardive d'échantillonnage.

L'étude des variations du taux de contamination des hôtes par les deux espèces de Digènes montre que l'infestation se fait selon un gradient décroissant à mesure que l'on s'écarte du foyer à *Bythinella*. La réalité de l'existence d'un flux cercarien se trouve donc ici aussi démontrée. Cette dérive cercarienne se révèle très importante à la fois sur le plan épidémiologique (l'infestation des hôtes est observée à 10 km de la source des cercaires) et sur le plan quantitatif (la contamination du vecteur de *P. pyrenaica* atteint au bas de la vallée environ 150 métacercaires pour 100 hôtes).

3) La vallée de Bor :

La rivière de Bor est essentiellement alimentée par une résurgence au débit très stable. Elle diffère fondamentalement des deux cours d'eau précédents :

— par la nature du substrat qui est constitué par des calcaires dévoniens ;
— par la composition chimique de l'eau (eaux très dures) ;
— par la faible amplitude de ses variations thermiques au cours du cycle annuel (+ 8° ; + 12° C).

Source : MNHN, Paris

Elle peut être considérée comme le type des nombreux cours d'eau qui naissent au pied du massif calcaire du « Cadi », qui limite au Sud la Cerdagne espagnole. En considération de la fréquence de ces cours d'eau dans notre région, il était intéressant de vérifier si leur rôle dans les processus épidémiologiques revêtait la même importance que dans le cas des vallées que nous venons d'examiner.

Nous avons étudié le gradient de contamination selon un transect longitudinal en 4 points (fig. 50) :

— au point A (station 21), situé à 1 150 m d'altitude et correspondant au foyer à *Bythinella* ;
— au point B (station 23), situé à 1 100 m d'altitude et à 1 km du biotope à *Bythinella* ;
— au point C (station 24), situé à 1 070 m d'altitude et à 1,8 km du biotope à *Bythinella* ;
— au point D (station 25), situé à 1 050 m d'altitude et à 2,5 km du biotope à *Bythinella*.

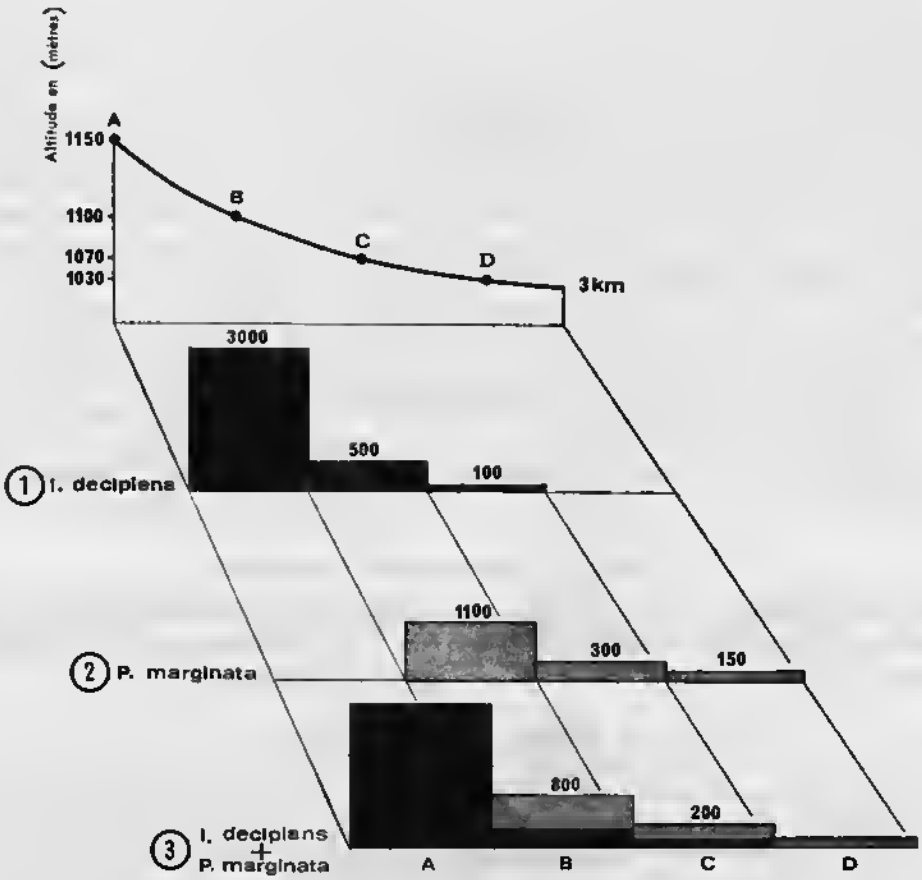


Fig. 50. — *Pseudocephalotrema pyrenaica*. Variation du taux d'infestation des Plécoptères vecteurs le long de la vallée de Bor.

Dans le cycle de *P. pyrenaica*, la métacercaire se rencontre chez deux hôtes vecteurs : *Isoperla decipiens* et *Perla marginata*, qui montrent une distribution différente le long du cours d'eau (voir figure 47). *I. decipiens* est surtout abondante dans la moitié supérieure de la vallée, elle manque dans la partie inférieure. *P. marginata* prédomine essentiellement dans la moitié aval de la rivière, elle ne vit pas au niveau du cours supérieur. On peut noter que les aires des deux espèces se recouvrent cependant assez largement dans la partie moyenne du bassin versant.

Dans le cycle de *S. neomydis*, la métacercaire est hébergée par le même hôte (*Potamophylax cingulatus*) dans toute la vallée.

Source : MNHN, Paris

a. — Cycle de *Pseudocephalotrema pyrenaica.*

Les résultats de l'étude des fluctuations du parasitisme des hôtes le long du bassin versant sont représentés sous forme d'histogrammes dans la figure 50. Dans la zone de recouvrement des aires de répartition des deux vecteurs (points B et C), nous donnons un niveau d'infestation moyen (profil 3) qui intègre les niveaux de parasitisme de chacun des hôtes (profils 1 et 2).

L'histogramme général du parasitisme (profil 3) révèle la présence d'un gradient décroissant très net de l'infestation à mesure que l'on s'éloigne de la source d'émission cercarienne. L'existence d'une dispersion passive des cercaires le long du cours d'eau se trouve donc démontrée aussi dans ce bassin versant.

L'examen de la contamination métacercarienne de chaque vecteur aux points où ceux-ci cohabitent dans le cours d'eau (points B et C) nous paraît devoir retenir toute notre attention. En effet, nous avons démontré expérimentalement (voir 4e partie, chapitre II) que les Plécoptères *I. decipiens* et *P. marginata* n'avaient pas la même valeur pour la cercaire de *P. pyrenaica* : *I. decipiens* occupe une place plus élevée dans la classification hiérarchique des espèces en fonction de leur pouvoir d'attraction. Or, les histogrammes de la figure 50 font ressortir que les modalités d'infestation des deux vecteurs sont dans les conditions naturelles différentes de celles observées expérimentalement : la contamination métacercarienne est en gros deux fois plus importante chez *P. marginata* que chez *I. decipiens.* Nous avons là encore l'illustration du rôle déterminant joué par l'environnement dans les processus de transmission parasitaire. L'explication des modifications des résultats obtenus en laboratoire tient peut être à l'habitat spécifique de chaque Plécoptère en relation avec les caractères du milieu. Nous avons en effet constaté que la majeure partie de la population de *I. decipiens* évolue au cœur même des formations végétales (mousses surtout), alors que *P. marginata* s'observe exclusivement sous les pierres. Il semblerait que cette dernière localisation soit plus propice à un rapprochement entre la cercaire et son deuxième hôte. Il n'est cependant pas exclu de penser que des facteurs autres que l'habitat soient aussi en cause dans la transmission préférentielle de la cercaire de *P. pyrenaica* au deuxième hôte *P. marginata.*

b. — Cycle de *Skrjabinophyetus neomydis.*

L'examen de la courbe de contamination de *Potamophylax cingulatus* le long du cours d'eau permet de confirmer les résultats du travail précédent (fig. 51) : celle-ci atteste d'une relation très nette entre la charge en métacercaires et la distance au biotope à *Bythinella.*

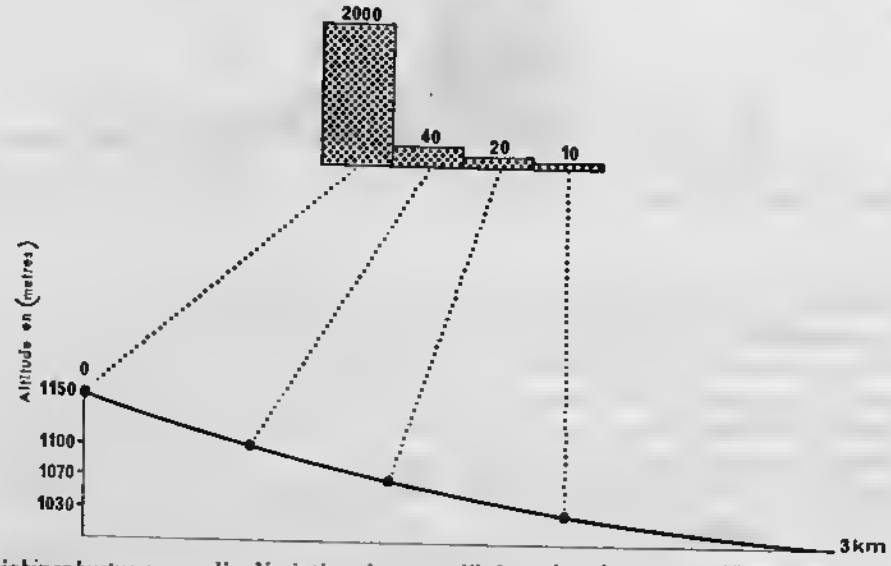


Fig. 51. — *Skrjabinophyetus neomydis.* Variation du taux d'infestation du vecteur (*Potamophylax cingulatus*) le long de la vallée de Bor.

Source : MNHN, Paris

La contamination des hôtes vecteurs vivant en dehors du foyer à *Bythinella* ne saurait trouver son origine que dans le processus de dérive cercarienne qui apparaît ici aussi très important.

4) Caractère général de l'infestation à distance des vecteurs :

L'absence de *B. reyniesii* hors des sources et l'existence des cinq Digènes chez les Musaraignes des régions basses constituent en soi une preuve que le phénomène de dispersion des cercaires avec le « drift », démontré pour *P. pyrenaica* et *S. neomydis*, concerne l'ensemble des Digènes étudiés. Si nous ne pouvons apporter de statistiques sur les vecteurs de *S. soricis* et *N. truncatum*, nous pouvons fournir des éléments en ce qui concerne *E. squamula*.

Nous avons exposé plus haut les raisons d'ordre statistique qui nous ont empêché de mener séparément dans plusieurs stations à *Bythinella* une analyse quantitative de la dynamique de l'infestation du vecteur par *E. squamula*. Le stade métacercaire étant hébergé dans notre région par une seule espèce d'hôte, *Rana temporaria*, nous avons pu cependant faire une étude épidémiologique synthétique de sa contamination dans l'ensemble de notre région. Cette étude a été réalisée exclusivement à partir des hôtes capturés dans les vallées de la zone cristalline ou schisteuse de la chaîne. Nous n'avons pas en effet tenu compte dans cette analyse du parasitisme des Grenouilles récoltées dans les vallées de Basse Cerdagne (Bor, Riu, etc...), dont les foyers à *Bythinella* sont situés à des altitudes inférieures à 1 200 m.

Les résultats de cette étude, établie d'après l'examen de 2 023 Grenouilles, sont rassemblés dans le tableau 15.

TABLEAU 15.

Altitudes (m)	Nombre de *Rana temporaria* examinées	Nombre de *Rana temporaria* porteuses de métacercaires	Fréquence de *Rana temporaria* porteuses de métacercaires	Nombre de métacercaires récoltées	Nombre de métacercaires pour 100 *Rana temporaria*
Plus de 2 000	1 123	118	10,50 %	1 314	117
1 500 — 2 000	676	59	8,72 %	524	78
Moins de 1 500	274	17	6,20 %	178	65

L'existence d'un gradient général du niveau de contamination du deuxième hôte en fonction de l'altitude est très nette. La fréquence des Grenouilles parasitées et plus encore le nombre de métacercaires (rapporté à 100 hôtes), diminuent depuis les zones situées au-dessus de 2 000 mètres jusqu'aux zones situées au-dessous de 1 500 mètres. Ce gradient est en rapport avec les biotopes à *Bythinella* qui se situent principalement dans les sources froides d'altitude : les Grenouilles les plus parasitées correspondent à des individus qui ont été capturés au voisinage des foyers à *Bythinella*.

Le tableau montre que la parasitose de *R. temporaria* peut aussi gagner les parties basses des bassins versants (au-dessous de 1 500 m). Seule une dispersion des cercaires à partir des foyers à *Bythinella* peut rendre compte du parasitisme des Grenouilles à ces altitudes.

Il convient cependant de souligner qu'au niveau des biotopes du plateau Cerdan (stations comprises entre 1 300 et 1 100 m), la contamination métacercarienne du deuxième hôte revêt un caractère accidentel : sur 147 Grenouilles capturées dans ces stations, une seule était parasitée. Nous avons recherché quelles pouvaient être les causes de l'exclusion du Digène dans ces localités. L'analyse de la distribution de *R. temporaria* a retenu plus particulièrement notre attention. Cet Amphibien ne s'observe, en Basse Cerdagne, qu'exceptionnellement sur les bords des cours d'eau (rivières ou torrents). Les berges des canaux d'irrigation, très nombreux dans cette zone, constituent par contre son biotope d'élection. Bien que ces canaux soient pour la plupart alimentés par les cours d'eau principaux de Cerdagne, le flux cercarien ne saurait y être très important. De ce fait, l'infestation de *R. temporaria*

Source . MNHN, Paris

dans les canaux ne peut se réaliser que très rarement. Il semblerait dans ces conditions que le comportement de l'hôte vecteur puisse être considéré comme un des facteurs essentiellement responsables de la réduction de l'aire d'endémie de la parasitose à *E. squamula*. Nous ne saurions cependant perdre de vue que le comportement spécifique de *R. temporaria* en Basse Cerdagne est conditionné au premier chef par les caractères hydrographiques locaux.

Nous avons vérifié que le phénomène de la dérive n'était pas limité aux trois vallées citées en exemple.

Nous avons pu démontrer son existence dans notre région au niveau de la vallée du Sègre, de l'Angoust, de l'Estahuja, de la rivière d'Err, de la rivière d'Alp, de la rivière de Tallo, de la rivière de Riu, de la rivière d'Angoustrine. Une contamination métacercarienne des hôtes par les cinq Digènes a en effet été mise en évidence dans les parties basses de toutes les vallées citées, prouvant ainsi la réalité du flux cercarien. Dans la vallée de l'Angoust, la contamination des hôtes s'observe jusqu'à 18 km du biotope à *Bythinella*, situé dans la haute vallée d'Eyne.

Il ressort de notre étude que *l'entraînement des cercaires avec le* « *drift* » *représente un phénomène épidémiologique ayant un caractère général dans notre région, puisqu'il s'applique à tous les Digènes et à toutes les vallées.* Ce phénomène doit être considéré comme un élément fondamental dans l'écologie de la transmission des maladies parasitaires que nous avons étudiées. L'absence de flux cercarien limiterait à l'extrême l'aire des différentes distomatoses qui ne s'observeraient alors exclusivement qu'au niveau des biotopes à *Bythinella*. Grâce à leur aptitude à la dérive, les cercaires ont pu quitter l'aire d'émission et se laisser entraîner avec les autres organismes du « drift », parfois sur toute la longueur du bassin versant. *Cette dispersion de l'agent infestant rend ainsi possible une contamination métacercarienne dans toute la vallée.* L'aire de distribution des différentes distomatoses s'est trouvée de la sorte considérablement accrue.

Source : MNHN, Paris

Chapitre troisième

INFESTATION DE L'HÔTE DÉFINITIF

Au cours du chapitre précédent, nous avons souligné les traits essentiels de la distribution des populations métacercariennes correspondant à chacun des cinq Digènes. Sur le plan qualitatif, les caractéristiques épidémiologiques des deux grands types de stations (stations d'altitude et stations de Basse Cerdagne) ne nous sont pas apparues très différentes puisque, dans la majorité des cas, les cinq Digènes sont présents chez les hôtes vecteurs dans l'ensemble de notre aire d'étude. Sur le plan quantitatif, au contraire, notre analyse révèle que le niveau de contamination du deuxième hôte est fondamentalement différent dans les deux types de localités : nous avons en effet démontré que la répartition quantitative des métacercaires le long des vallées se faisait selon un gradient décroissant à partir du biotope du Mollusque, le plus souvent situé à la source des rivières. Il en résulte que le parasitisme de l'hôte vecteur apparaît toujours en étroite relation avec l'altitude.

Un tel mode de distribution de l'agent infestant (métacercaire) selon un gradient altitudinal se prêtait remarquablement bien à une étude des corrélations d'ordre quantitatif existant entre la parasitose de l'hôte Vertébré et celle de l'hôte vecteur.

Nous nous sommes efforcé dans ce chapitre de préciser, à la fois la nature exacte de ces corrélations et les principaux facteurs écologiques qui nous paraissent jouer un rôle essentiel dans la constitution quantitative de l'Helminthofaune de l'hôte définitif.

I. — Caractéristiques épidémiologiques des stations.

Nous donnons dans le tableau 16 les caractéristiques générales du parasitisme des Soricidés de notre région. Le premier chiffre indique le pourcentage d'hôtes parasités, le chiffre entre parenthèses la densité moyenne de parasites par hôte. Cette enquête épidémiologique porte au total sur 522 Vertébrés se répartissant comme suit :

250 *Neomys fodiens*
119 *Sorex araneus*
45 *Sorex minutus*
108 *Crocidura russula.*

En ce qui concerne *Neomys fodiens*, nous indiquons dans le tableau 16 les caractères de son parasitisme par les cinq Digènes au niveau des deux grands types de stations. Par station à *Bythinella*, nous entendons tous les foyers à *Bythinella* y compris les localités de basse altitude (stations 21 et 26). La ligne du tableau 16 correspondant aux stations de Basse Cerdagne concerne l'ensemble des stations du plateau Cerdan situées à une altitude inférieure à 1 300 m, à l'exception des stations 21 et 26. Dans la suite de notre exposé, la mention « stations de Basse Cerdagne » sera toujours faite avec le même caractère restrictif.

Source . MNHN, Paris

Tableau 16.

		Pseudocephalotrema pyrenaica	*Skrjabinophyetus neomydis*	*Skrjabinophyetus soricis*	*Nephrotrema truncatum*	*Euryhelmis squamula*
Neomys fodiens	Stations à *Bythinella*	100 % (123)	100 % (47)	0	80 % (2)	50 % (14)
	Stations de Basse Cerdagne (à l'exception des biotopes à *Bythinella*)	23 % (3,7)	28 % (3)	0	48 % (1,3)	0
Sorex araneus	Stations à *Bythinella*	—	—	—	—	—
	Stations de Basse Cerdagne (à l'exception des biotopes à *Bythinella*)	0	0	4 % (0,1)	51 % (1,3)	0
Sorex minutus	Stations à *Bythinella*	—	—	—	—	—
	Stations de Basse Cerdagne (à l'exception des biotopes à *Bythinella*)	0	0	0	0	0
Crocidura russula (Région de Banyuls		0	0	0	0	0

Pour les deux espèces de *Sorex*, nous ne disposons pas de renseignements concernant le parasitisme dans les stations à *Bythinella*. Étant donné la rareté des deux Soricidés dans notre région, liée vraisemblablement au fait que les Pyrénées représentent la limite méridionale de leur aire de distribution en Europe, nous avons toujours eu beaucoup de difficultés pour les capturer. De ce fait, au cours de nos campagnes de piégeage dans les biotopes à *Bythinella*, rendues toujours difficiles sur le plan matériel par leur isolement, nous nous sommes attaché à piéger exclusivement la Musaraigne la plus abondante, *Neomys fodiens*.

La lecture du tableau permet de souligner les caractéristiques fondamentales de la distribution des cinq Digènes à la fois chez les hôtes et dans l'espace.

L'examen de leur répartition chez l'hôte Vertébré révèle l'existence d'une spécificité stricte de quatre des Digènes à l'égard de l'espèce de Soricidé hôte. Seul *Nephrotrema truncatum* peut s'observer à la fois chez deux espèces de Musaraignes, avec d'ailleurs une densité semblable lorsqu'on s'adresse au même type de station.

L'analyse de la composition qualitative de l'helminthofaune en fonction des stations montre que trois des Digènes sont présents à la fois dans les deux types de biotopes. Bien que nous n'ayons pas de données sur le parasitisme des *Sorex* dans les zones à *Bythinella*, il apparaît à l'évidence, compte tenu des processus de la transmission parasitaire, que la présence de *S. soricis* dans les localités de Basse Cerdagne implique obligatoirement son existence dans les foyers à *Bythinella*.

Seule la parasitose à *E. squamula* offre une aire de répartition plus limitée, puisque celle-ci ne sévit pas en Basse Cerdagne. Ceci n'est pas pour nous étonner, car nous avons mis en évidence (4e partie ; chapitre II) que l'hôte vecteur n'était pas parasité dans les stations d'altitude inférieure à 1 200 m. La limite altitudinale inférieure de l'aire de la maladie doit vraisemblablement se situer vers 1 300 — 1 400 m, des vecteurs parasités ayant en effet été trouvés à 1 500 m d'altitude.

Un certain nombre de piégeages de *Neomys fodiens*, effectués dans plusieurs localités situées dans la zone moyenne de différentes vallées, n'a pas révélé de différence dans la composition qualitative de l'helminthofaune par rapport à celle des parties extrêmes des bassins versants. Les résultats de ces piégeages n'ont pas été portés sur notre tableau général en raison de l'hétérogénéité sur le plan

Source : MNHN, Paris

hydrographique des stations de capture (leur éloignement par rapport au foyer à *Bythinella* était notamment différente).

Il apparaît donc que de façon générale les aires biogéographiques des cinq Digènes se recouvrent presque de façon parfaite, ce qui explique l'identité de la composition qualitative de la parasitofaune des hôtes sur l'ensemble de notre aire d'étude.

Cependant, si l'on compare sur le plan quantitatif les stations à *Bythinella* et les stations de Basse Cerdagne, leurs caractères épidémiologiques se révèlent être fondamentalement différents. La densité de la population de chaque Digène est toujours nettement plus importante dans les stations à *Bythinella*, localisées essentiellement en altitude.

Il en résulte que les différences quantitatives observées traduisent en fait l'existence d'un gradient altitudinal du parasitisme. Les populations métacercariennes se distribuant aussi selon un gradient altitudinal, il apparaît donc que le niveau d'endémie des parasitoses chez l'hôte Vertébré est en étroite corrélation avec le niveau de contamination du deuxième hôte.

II. — Synthèse épidémiologique.

A. — *Considérations générales.*

Ayant démontré l'existence d'une relation entre le degré de parasitisme de l'hôte définitif et celui de l'hôte vecteur, nous nous proposons de déterminer, à partir d'une analyse épidémiologique précise réalisée dans cinq stations, la nature exacte de cette corrélation. Les caractéristiques épidémiologiques des cinq stations choisies sont données dans le tableau 17. Le premier chiffre correspond au pourcentage d'hôtes définitifs parasités, le second (entre parenthèses) à la densité moyenne de parasites par hôte.

Tableau 17.

		Pseudocephalotrema pyrenaica	*Skrjabinophyetus neomydis*	*Euryhelmis squamula*	*Nephrotrema truncatum*
Groupe A Stations d'altitude	Station 38 1 850 m	100 % (140)	100 % (95)	80 % (32)	60 % (2)
	Station 29 1 890 m	100 % (159)	100 % (49)	75 % (15)	60 % (2)
Groupe B Stations de Basse Cerdagne	Station 14 1 220 m	60 % (29)	40 % (2)	0 (—)	60 % (1)
	Station 17 1 170 m	60 % (31)	60 % (7)	0 (—)	60% (1)
	Station 8 1 190 m	8 % (0,33)	17 % (1)	0 (—)	40 % (1)

Ce tableau fait apparaître au premier abord que les stations d'altitude (rappelons qu'il s'agit des foyers à *Bythinella*) présentent un niveau d'infestation des Musaraignes bien plus élevé que les stations de Basse Cerdagne. Ceci est très net pour *P. pyrenaica*, *S. neomydis* et *E. squamula*, moins marqué pour *N. truncatum*.

Connaissant les hôtes intermédiaires qui, pour chaque cycle et dans chaque station, assurent la contamination des Musaraignes (par prédation), nous avons recherché s'il existait des corrélations

Source : MNHN, Paris

entre l'effectif absolu des hôtes intermédiaires et la population des parasites adultes. Nous avons évalué par une série d'échantillonnages le nombre d'individus de chaque espèce de vecteur vivant sur 10 m de cours d'eau. Sachant d'autre part qu'on peut évaluer la population des *Neomys* à 5 (voir chapitre I) individus en moyenne sur 10 m de cours d'eau, que ce soit dans les stations d'altitude ou dans les stations basses, nous avons pu apprécier pour chaque station et pour chaque cycle le nombre moyen de Trématodes adultes présents sur une section de 10 m. Ces évaluations ont été faites pour deux stations d'altitude (stations 38 et 29), que nous qualifierons de stations du groupe A, et pour trois stations de Basse Cerdagne (stations 14, 17 et 8), stations que nous appellerons stations du groupe B. Les résultats en sont donnés dans le tableau 18. Il est dès lors possible de comparer les densités des populations de vecteurs et le parasitisme de l'hôte définitif, d'une part au sein de chaque groupe de stations, d'autre part entre deux groupes.

TABLEAU 18.

		Cycle de *P. pyrenaica*			Cycle de *S. neomydis*		Cycle de *N. truncatum*		Cycle de *E. squamula*
		Nombre de *Arcynopteryx compacta*	Nombre de *Isoperla*	Nombre de *Perla marginata*	Nombre de *Dinocras cephalotes*	Nombre de *Potamophylax cingulatus*	Nombre de *Chaetopteryx*	Nombre de *Tubifex*	Nombre de *Erpobdella octoculata*	Nombre de *Rana temporaria*
Groupe A	Station 38	400	400	0	0	3 000	0	5 000	0	10
	Station 29	400	1 000	0	0	0	2 000	5 000	0	10
Groupe B	Station 14	0	0	500	40	3 000	0	—	200	3
	Station 17	0	0	400	40	4 000	0	—	200	3
	Station 8	0	0	30	300	2 000	0	—	200	3

La comparaison au sein de chaque groupe révèle l'existence, dans la majorité des cas, d'une corrélation entre l'effectif du vecteur et le taux d'infestation des Musaraignes. Par exemple, la station 14, qui présente des populations plus faibles du vecteur de *S. neomydis* par rapport à la station 17 (3 000 vecteurs sur 10 m de cours d'eau contre 4 000) se caractérise par une population également faible (10 contre 35) d'adultes de ce Digène. Ce type de corrélation simple peut se vérifier dans la majorité des cas.

La comparaison entre les stations des deux groupes fait au contraire ressortir des relations différentes suivant le cycle :

— pour *P. pyrenaica*, la densité supérieure des vecteurs dans les stations du groupe A se traduit apparemment par une augmentation de même sens du niveau de contamination. Mais le rapport est quantitativement différent :

le rapport $\frac{\text{densité des vecteurs en A}}{\text{densité des vecteurs en B}}$ est globalement assez voisin de 2, tandis que le rapport $\frac{\text{population des Digènes adultes en A}}{\text{population des Digènes adultes en B}}$ s'élève à 5 environ ;

— pour *S. neomydis*, la relation observée est de sens inverse : les densités maximales du deuxième hôte s'observent dans le groupe B, alors que la distomatose sévit avec beaucoup plus d'intensité dans le groupe A ;

— pour *N. truncatum* enfin, bien que le deuxième hôte présente des densités nettement plus importantes dans les stations du groupe A, la fréquence et la densité du Trématode montrent des différences peu marquées, de sorte qu'on se trouve dans une situation qualitativement semblable à celle de *P. pyrenaica*, mais quantitativement différente.

Source : MNHN, Paris

En résumé, il apparaît qu'au sein de chaque groupe des stations, le facteur densité du vecteur joue un rôle certain sur le plan quantitatif dans la transmission du parasite à l'hôte définitif. Par contre, ce facteur ne permet pas à lui seul d'expliquer les variations du niveau d'endémie le long des bassins versants. Cette constatation ne saurait d'ailleurs nous surprendre, puisque nous avons déjà démontré qu'il existait un gradient décroissant de la charge en métacercaires chez les vecteurs, lorsqu'on s'éloigne des sources.

B. — *Caractères quantitatifs de la transmission deuxième hôte — hôte définitif dans les diverses stations.*

En utilisant conjointement les résultats obtenus dans l'évaluation des populations de vecteurs et ceux qui concernent leur taux de parasitisme par les métacercaires, nous avons pu évaluer pour chaque station et chaque cycle le nombre de métacercaires présentes sur la longueur étalon de 10 m de cours d'eau. Ces évaluations du nombre de métacercaires et celles, déjà mentionnées, du nombre d'adultes présents sur une section déterminée des rivières, nous ont permis d'établir les pyramides démographiques de la figure 52. Sous chacune des pyramides, nous avons noté la valeur (chiffre encerclé) du rapport démographique

$$\frac{\text{nombre de métacercaires.}}{\text{nombre d'adultes.}}$$

C'est à partir de ces pyramides démographiques que nous avons tenté d'expliquer les caractéristiques de la transmission de chacun des parasites dans les différentes stations.

1. — Stations d'altitude.

a. — Station 38.

Les taux d'infestation de l'hôte définitif par les trois espèces *P. pyrenaica*, *S. neomydis* et *E. squamula* apparaissent très élevés : la densité moyenne par Musaraigne est respectivement pour les trois Digènes de 140, 95 et 32. Il est intéressant de noter que les rapports démographiques au niveau des trois cycles sont voisins : 8, 15 et 8. Ce fait semblerait indiquer que les modalités de la transmission parasitaire offrent dans cette station des caractéristiques semblables. Il nous paraît remarquable de constater que ce rapport présente une valeur très différente dans le cas du cycle de *N. truncatum* (égal à 50). Nous analyserons ci-dessous la signification écologique qu'il convient d'attribuer à ces rapports démographiques.

b. — Station 29.

La dynamique de l'infestation de l'hôte définitif montre pour les différents cycles des caractères très voisins de ceux que nous venons de signaler dans la station 38 :

— très forte densité parasitaire chez la Musaraigne dans les cycles de *P. pyrenaica*, *S. neomydis* et *E. squamula* (159, 49 et 15 parasites par hôte en moyenne) ;

— existence de rapports démographiques peu différents entre ces trois cycles (13, 18 et 16) mais très différents de celui de *N. truncatum* (50).

c. — Caractères de la transmission deuxième hôte → hôte définitif au niveau des stations d'altitude.

Dans les stations d'altitude (foyers à *Bythinella*), le niveau d'endémie de la plupart des parasitoses chez l'hôte définitif apparaît très important. La très forte positivité de l'hôte Vertébré est directement liée, à la fois aux densités élevées des vecteurs et à l'importance sur le plan quantitatif de l'agent infestant chez le deuxième hôte.

Source : MNHN, Paris

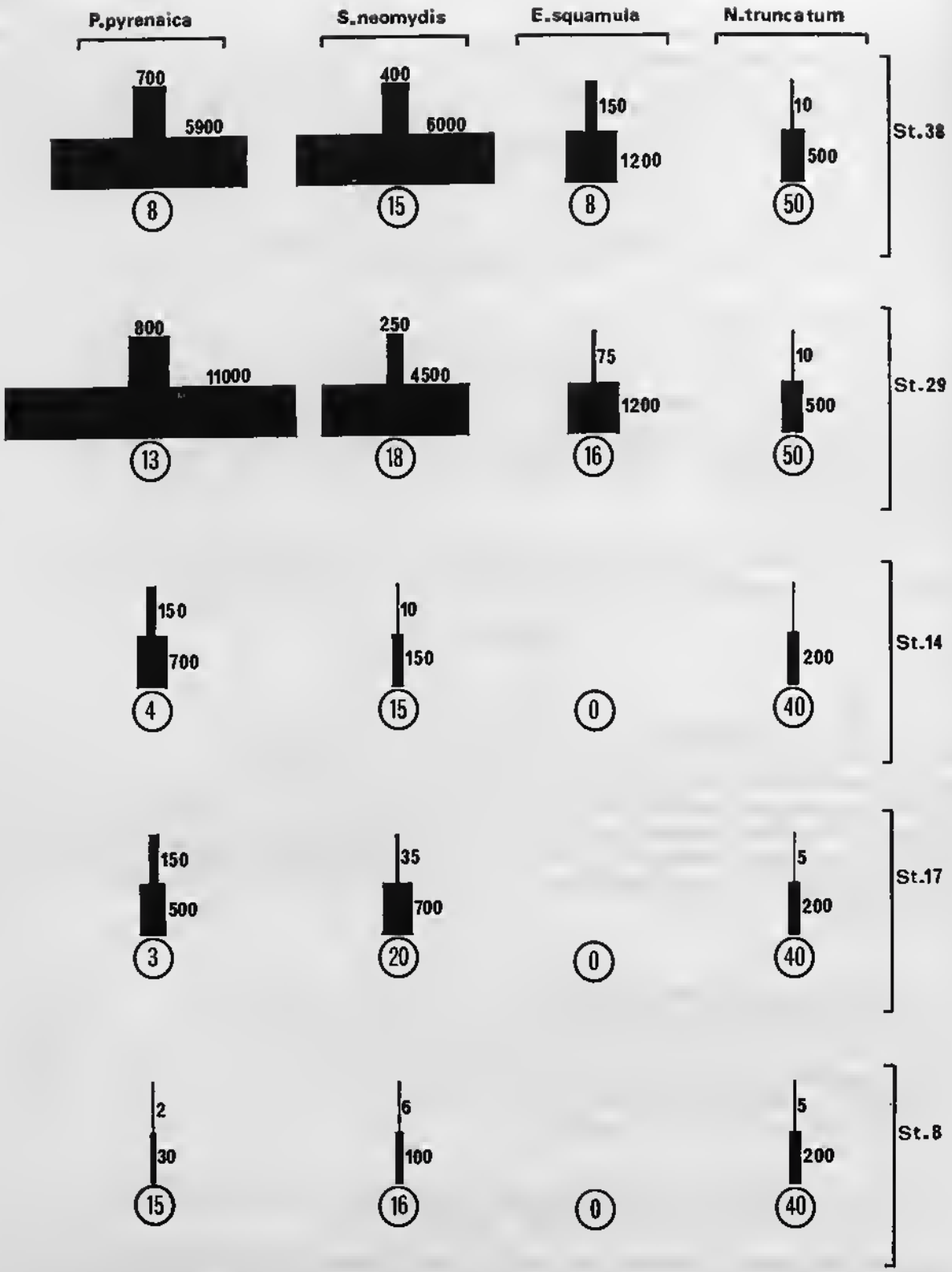


FIG. 52. — Pyramides démographiques (effectifs comparés de la population parasitaire chez le deuxième hôte intermédiaire et chez l'hôte définitif) de *P. pyrenaica*, *S. neomydis*, *E. squamula* et *N. truncatum* dans différentes atations. Le chiffre encerclé, indiqué sous chaque pyramide, représente la valeur du rapport $\frac{\text{nombre de métacercaires.}}{\text{nombre d'adultes}}$

Source : MNHN, Paris

L'analyse des rapports démographiques définis plus haut nous semble mériter une attention particulière. En effet, nous pouvons constater que ce rapport est très proche dans une même station pour les cycles de *P. pyrenaica*, *S. neomydis* et *E. squamula*. Or, les modalités de la transmission sont très voisines chez ces trois espèces :

— Premier hôte intermédiaire identique (*B. reyniesii*) ;

— Deuxième hôte intermédiaire montrant une écologie semblable (espèces sténothermes froides).

Ce rapport démographique nous paraît devoir être considéré comme un cœfficient ayant une authentique signification écologique. Il exprime en effet les pertes subies par les parasites constituant la population métacercarienne : plus il est élevé, plus il y a de pertes ; sa valeur sera d'autant plus élevée que les pertes enregistrées au cours de la transmission seront importantes. Ce rapport, véritable « cœfficient de perte », intègre donc l'ensemble des facteurs écologiques qui agissent sur le cycle parasitaire au niveau de la transmission vecteur — Vertébré.

Dans le cas du cycle de *N. truncatum*, nous avons montré que la valeur de ce rapport s'éloignait considérablement dans les deux stations de celle des autres cycles. Sa valeur élevée est l'indice d'une diminution des possibilités de transmission de l'agent pathogène au Vertébré. L'étude des modalités d'infestation de la Musaraigne (voir 3e partie, chapitre IV) a effectivement mis en évidence l'existence d'une barrière de nature vraisemblablement immunologique s'opposant à la réinfestation de l'hôte. Une telle barrière élimine une partie, probablement importante, des métacercaires ingérées par une population de Musaraignes et explique le cœfficient de perte élevé.

2. — Stations de Basse Cerdagne.

a. — Station 14.

L'enquête épidémiologique menée dans cette station montre que le niveau de contamination de l'hôte définitif par les différentes espèces est très faible.

Les valeurs du « cœfficient de perte » sont pour les cycles de *P. pyrenaica*, *S. neomydis* et *N. truncatum* respectivement de 4, 15 et 40. Les cœfficients relatifs aux deux derniers Digènes sont très proches de ceux que nous avons trouvés dans les stations d'altitude pour les mêmes espèces. On remarque cependant que, pour *P. pyrenaica*, le « cœfficient de perte » est le plus bas observé jusqu'ici. Cette valeur très faible témoigne d'une augmentation des possibilités de transmission des métacercaires. Les facteurs favorables à la transmission nous paraissent être essentiellement de nature trophique : le deuxième hôte intermédiaire du cycle en station basse (*Perla marginata*) est en effet vraisemblablement plus activement recherché par les Musaraignes que les vecteurs d'altitude : cette préférence alimentaire de *Neomys fodiens* peut être liée soit à la nature de l'hôte consommé (espèce de grande taille), soit à la composition qualitative et quantitative de la biocénose de la station, qui est très différente de celle des stations d'altitude.

Notons que la limite inférieure du « cœfficient de perte » ne saurait se situer guère au-dessous de 4 : des valeurs proches de 0 impliqueraient en effet que la presque totalité de la population du vecteur soit ingérée par l'hôte définitif.

b. — Station 17.

Les niveaux de contamination des Musaraignes par *P. pyrenaica* et *N. truncatum* sont identiques à ceux de la station précédente. La distomatose à *S. neomydis* y apparaît quant à elle un peu plus importante. Dans ce cas précis, le relèvement du taux de contamination est lié en partie au moins à une augmentation locale de la densité du vecteur qui détermine un accroissement de la population métacercarienne.

La valeur du « cœfficient de perte » pour les 3 parasites (respectivement 3, 20 et 40) atteste d'une identité sur le plan quantitatif de la transmission vecteur — Vertébré dans les stations 14 et 17.

Des caractéristiques épidémiologiques très voisines de celles que nous venons d'analyser dans les stations 14 et 17 ont été mises en évidence au niveau de plusieurs cours d'eau de Basse Cerdagne (rivière d'Angoustrine, rivière de l'Estahuja). Il convient de noter que les facteurs abiotiques et bio-

Source : MNHN, Paris

tiques de ces divers cours d'eau sont très voisins. L'observation de « cœfficients de perte » très proches pour les mêmes Digènes dans ces diverses stations confirme donc la signification intégratrice des facteurs écologiques de la transmission que nous avons assignée à ce paramètre démographique.

c. — Station 8.

Si les niveaux d'infestation de *Neomys fodiens* par les espèces *S. neomydis* et *N. truncatum* sont, dans cette station, voisins de ceux des autres biotopes de Basse Cerdagne, le tableau 17 révèle par contre que le parasitisme de cet bôte par *P. pyrenaica* est fondamentalement différent. L'étude du parasitisme du deuxième bôte intermédiaire rend compte d'une densité métacercarienne nettement moins importante que dans les stations 14 et 17 (30 métacercaires contre 500 à 700 sur une section de cours d'eau de 10 m de longueur). La contamination de l'hôte définitif ne peut ainsi revêtir qu'un caractère accidentel, comme en témoigne le taux de parasitisme observé chez *Neomys fodiens*. Le tableau 19 montre que la faible densité des métacercaires n'est pas liée à une faible densité des vecteurs possibles. Elle pourrait être liée à une diminution sensible du flux cercarien parvenant au niveau de la station, mais cette hypothèse est peu vraisemblable, car dans ce cas, la diminution concernerait aussi *S. neomydis* et *N. truncatum*.

Cependant, si l'on compare les densités respectives au m² des vecteurs possibles de *P. pyrenaica* dans les stations 14 et 8, on constate une différence très nette comme en témoigne le tableau 19.

Tableau 19.

	Station 8 (Altitude 1 190 m)	Station 14 (Altitude 1 220 m)
Perla marginata	1	12
Dinocras cephalotes	10	1

L'effectif total des deuxièmes hôtes possibles est presque identique dans les deux stations. Or, l'analyse comparée de la charge métacercarienne de *P. marginata* et *D. cephalotes* montre (tableau 20) que ces deux espèces ont une valeur bien différente pour la transmission de *P. pyrenaica*. Notre statistique, réalisée dans les stations de notre région où les deux espèces cohabitent, démontre que la présence de métacercaires de *P. pyrenaica* chez *D. cephalotes* est presque exceptionnelle. Ceci est en contradiction avec les résultats obtenus en laboratoire (voir 4e partie, chapitre II).

Tableau 20.

	Perla marginata	*Dinocras cephalotes*
Disséqués	91	45
Parasités	55	2
Parasités %	60 %	4 %

Nous avons là encore un exemple du rôle de sélection que joue le milieu sur les possibilités d'infestation obtenues expérimentalement. L'habitat propre de chaque Plécoptère nous paraît représenter le facteur essentiellement déterminant de cette sélection. L'espèce *D. cephalotes* évolue en effet presque exclusivement sous les pierres situées au bord des cours d'eau : à la différence de *P. marginata*, elle ne se rencontre qu'exceptionnellement dans les zones de courant. Nous pensons qu'elle se trouve ainsi

Source : MNHN, Paris

éloignée du flux cercarien, ce qui réduit à l'extrême ses possibilités d'infestation. *D. cephalotes* ne joue donc dans notre région aucun rôle sur le plan quantitatif dans l'écologie de la transmission de *P. pyrenaica*.

Ainsi, au niveau de la station 8, l'effectif extrêmement faible de l'hôte habituel (*P. marginata*) paraît être l'élément responsable de la diminution de la densité métacercarienne, bien que la densité globale des hôtes possibles reste élevée.

L'étude des biocénoses aquatiques des principaux cours d'eau de Basse Cerdagne montre que la densité des deux *Perlidae* y est très voisine de celle de la station 14. Dans les rivières d'Alp, d'Angoustrine, de l'Estahuja, nous avons pu vérifier que les fluctuations de l'effectif des populations de *P. marginata* et de *D. cephalotes* sont minimes (les densités au m² des deux espèces varient respectivement de 8 à 15 et de 1 à 3). Les composantes qualitatives et quantitatives de la population de *Perlidae* de la station 8 apparaissent donc fondamentalement différentes de celles des autres stations de Basse Cerdagne. Les divers cours d'eau du plateau cerdan montrent cependant, dans leur partie aval, des caractères hydrologiques communs :

— nature du substrat identique (schistes Cambrien — Ordoviciens) ;
— vitesse du courant très voisine (1 m/s environ) ;
— longueur du bassin versant sensiblement égale (de l'ordre de 10 km).

Par contre, l'étude physico-chimique de l'eau de la station 8 révèle l'existence de différences très marquées par rapport aux stations mentionnées plus haut. La comparaison des variations nycthémérales de quatre facteurs du milieu (conductivité, teneur en nitrates et phosphates, oxygène dissous) dans les stations 14 et 8 permet de mieux préciser les caractéristiques propres à chaque biotope.

Nous pouvons noter que les caractères des courbes de la conductivité et de la teneur en nitrates et phosphates sont très nettement différents dans les deux stations (fig. 53).

A la station 14, les courbes traduisent des fluctuations très faibles des trois facteurs au cours du nycthémère : ces fluctuations sont conformes à celles trouvées par Serra Tosio (1969) dans plusieurs cours d'eau du massif du Vercors ; elles se traduisent pendant la journée par :

— un abaissement de la conductivité ;
— une diminution de la teneur en nitrates ;
— une élévation de la teneur en phosphates.

L'abaissement de la conductivité pendant la journée (c'est-à-dire de la minéralisation globale de l'eau) est dû à la consommation des sels dissous par les végétaux de la couverture biologique.

Le rythme nyctéméral de la teneur en nitrates, identique à celui de la conductivité, indique que cet ion est utilisé essentiellement le jour par les plantes.

Les variations de la teneur en phosphates montrent par contre que cet élément est absorbé surtout la nuit par les végétaux aquatiques.

Les caractéristiques des courbes de fluctuation de ces trois facteurs dans la station 8 révèlent que la composition ionique de ce biotope n'est pas directement liée à l'activité biologique des organismes qui le peuplent. Il est frappant de noter, en effet, que les courbes traduisent une élévation synchrone des trois facteurs à partir de 14 h. Les analyses effectuées pendant la fin de la journée montrent que les teneurs en nitrates et phosphates atteignent des valeurs très fortes. La présence de ces deux éléments à des concentrations élevées dans les eaux naturelles est l'indice d'une pollution de nature organique très importante. Nous avons pu vérifier que cette pollution a pour origine le déversement dans le réseau hydrographique des eaux usées de plusieurs agglomérations et principalement de celles de la ville de Font-Romeu. L'observation d'un maximum de pollution à 16 h traduit l'arrivée, au niveau de la station 8, des effluents de cette ville, déversés principalement à la fin de la matinée dans la partie amont du réseau hydrographique.

Il en résulte un cycle très net d'eutrophisation du milieu au cours de la journée.

En ce qui concerne les variations nycthémérales de la teneur en oxygène des deux stations, l'interprétation des courbes enregistrées appelle plusieurs remarques :

— au niveau de la station 14 (figure 54), on note que la courbe des teneurs réelles en oxygène s'inscrit toujours au-dessus de la courbe de solubilité théorique ; ce milieu offre une sursaturation en oxygène pendant tout le nycthémère. Les fluctuations enregistrées traduisent très fidèlement

Source : MNHN, Paris

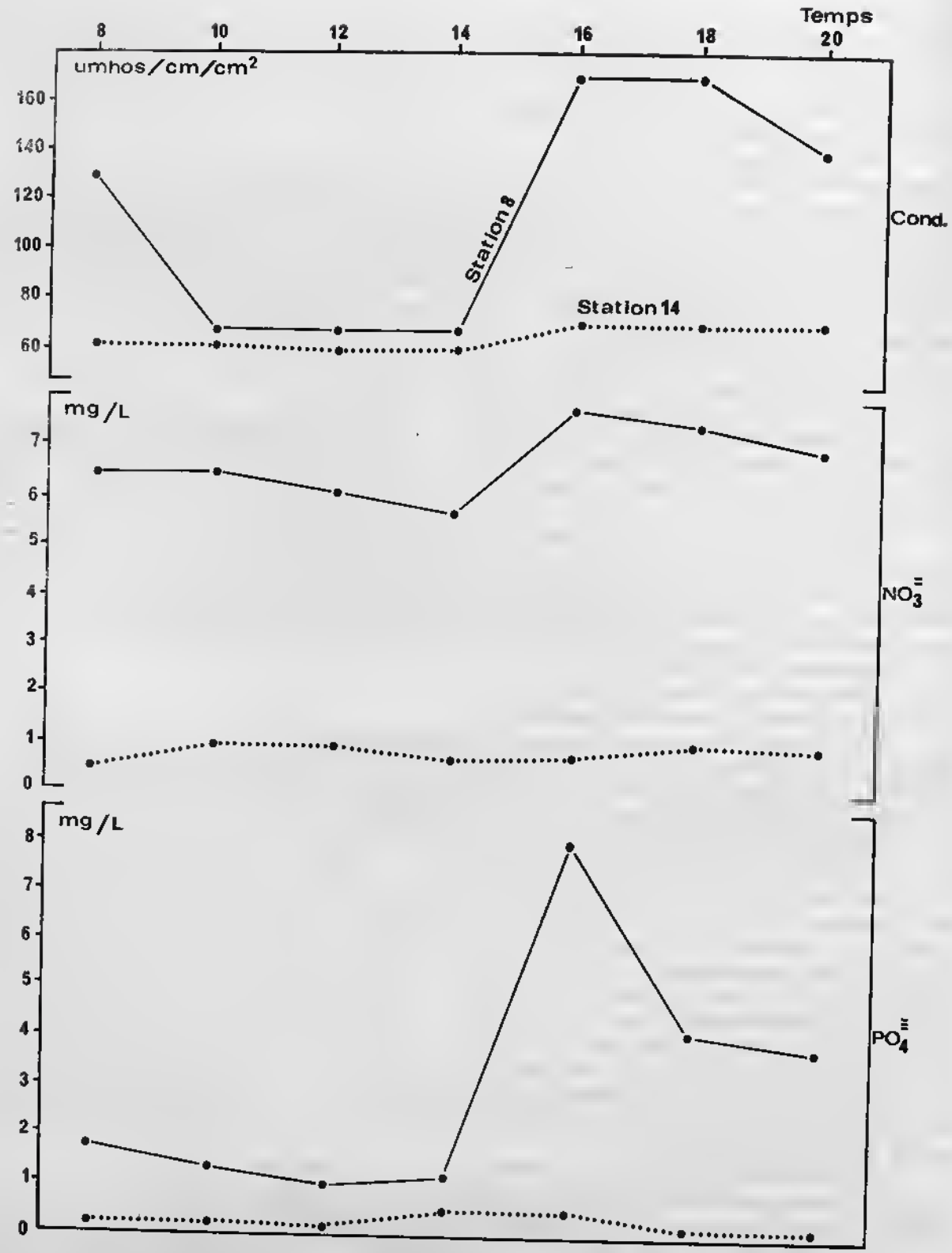


FIG. 53. — Variation nycthémérales de la conductivité et des teneurs en nitrates et phosphates de l'eau, au niveau des stations 8 (———) et 14 (.....), pendant la journée du 30.VII.1973.

Source : MNHN, Paris

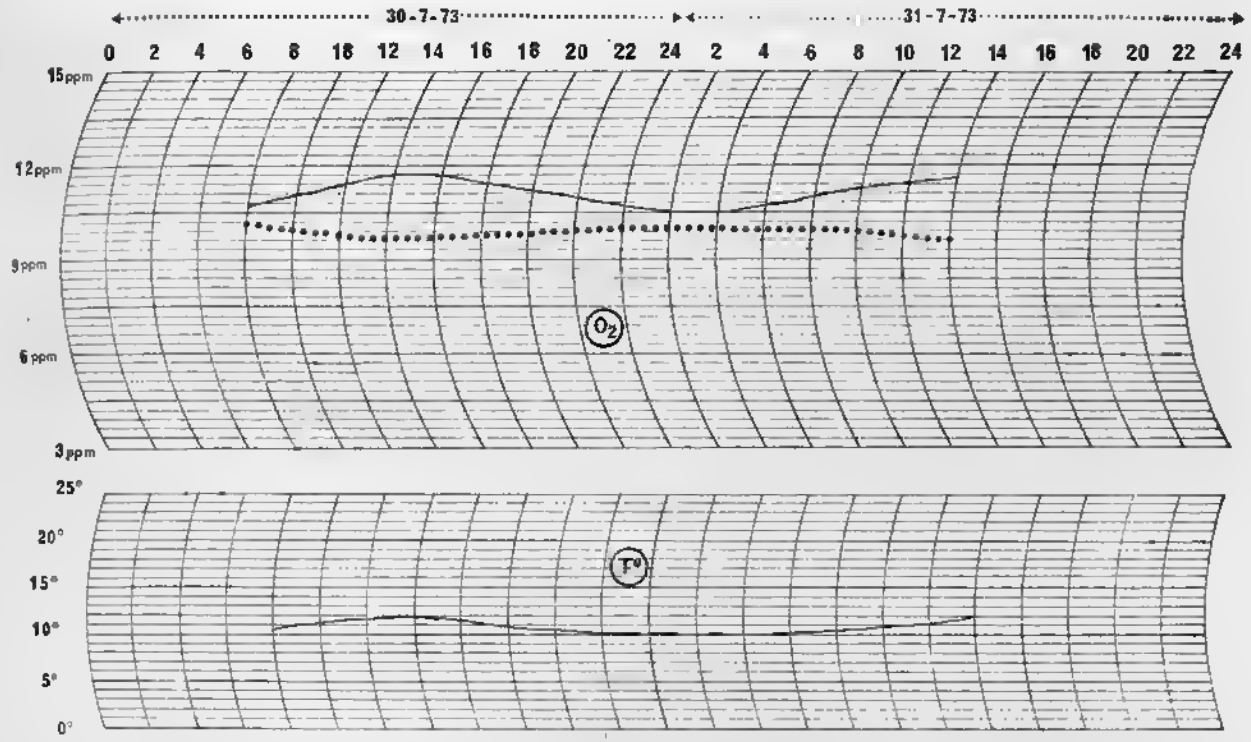


FIG. 54. — Variation nycthémérales de la teneur en oxygène dissous (———, en mg/l), de la solubilité théorique de l'oxygène (. . . . . , en mg/l) et de la température de l'eau de la rivière de Brangoly (station 14).

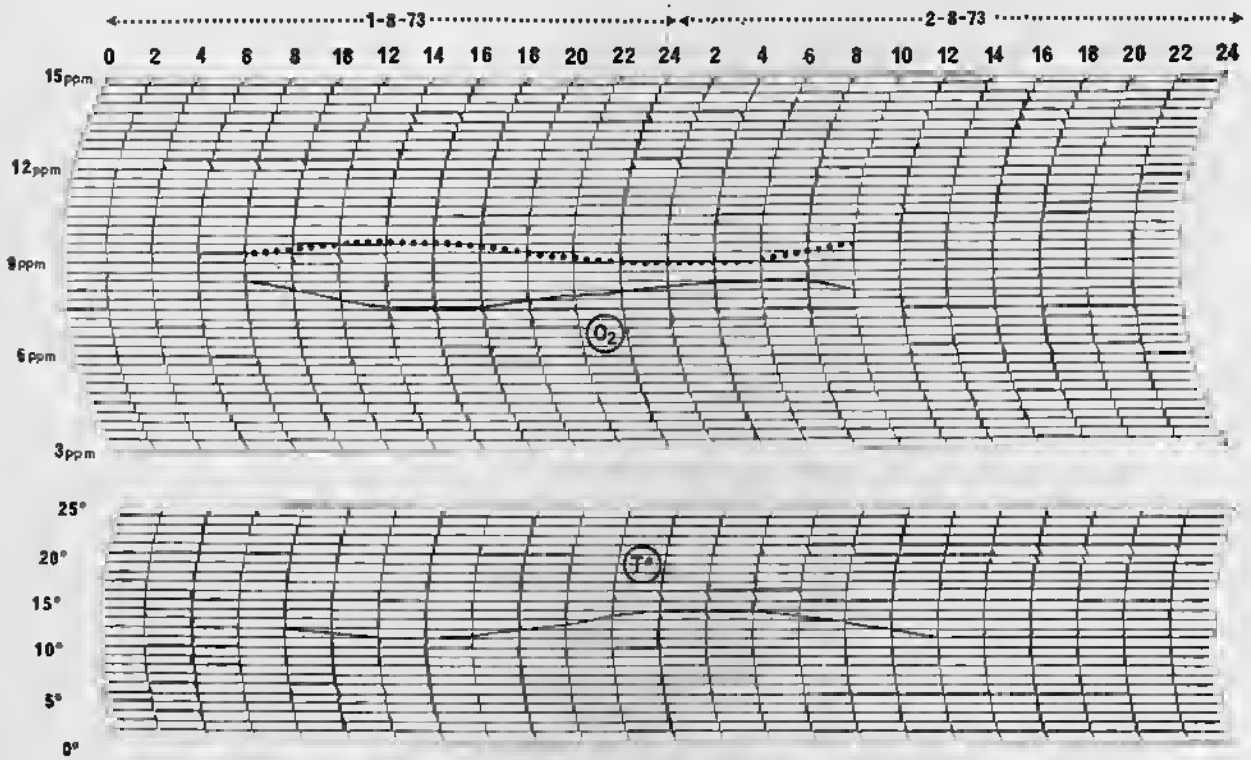


FIG. 55. — Variation nycthémérales de la teneur en oxygène dissous (———, en mg/l), de la solubilité théorique de l'oxygène (. . . . . , en mg/l) et de la température de l'eau de la rivière le Sègre (station 8).

Source : MNHN, Paris

l'activité métabolique des organismes vivants du biotope : on remarque en effet une élévation de la teneur le jour, du fait de l'assimilation chlorophyllienne, et une diminution la nuit, par suite de la respiration de tous les organismes aquatiques.

— au niveau de la station 8 (figure 55), les teneurs réelles en oxygène, toujours inférieures aux valeurs de solubilité théorique, attestent d'un état de sous-saturation permanent des eaux. Le profil de la courbe, très voisin de celui des courbes des facteurs analysés plus haut, montre que cette sous-saturation est étroitement liée au cycle d'eutrophisation de l'eau, provoqué par les rejets d'eaux usées.

En résumé, l'étude physico-chimique des eaux de la station 8 témoigne d'une eutrophisation importante du milieu. En réponse à cette évolution des facteurs abiotiques, on assiste à d'importantes modifications à la fois qualitatives et quantitatives des populations de la biocénose. Dans le domaine qui nous occupe, nous avons pu démontrer les effets de cette pollution sur le peuplement de Plécoptères, et son incidence indirecte sur la parasitose à *Pseudocephalotrema pyrenaica*.

Tableau 21.

1. — *Arcynopteryx compacta*
2. — Protonemura montana
3. — Capnia vidua
4. — *Perla maxima*
5. — Leuctra terioleusis
6. — Isoperla rivulorum
7. — Leuctra prima
8. — Leuctra aurita
9. — Leuctra handlirschi
10. — Nemurella picteti
11. — *Perlodes intricata*
12. — Capnia bifrons
13. — Leuctra inermis
14. — Protonemura praecox
15. — *Perla marginata*
16. — Perla intricata
17. — *Dinocras cephalotes*
18. — Chloroperla torrentium
19. — Amphinemurella sulcicollis
20. — Perlodes microcephala
21. — Protonemura meyeri
22. — Leuctra hippopus
23. — Brachyptera selicornis
24. — Brachyptera risi
25. — Marthamea vitripennis
26. — Nemoura cinerea
27. — Isogenus nubecula
28. — Brachyptera braurei
29. — Perlodes dispar
30. — Isoperla grammatica
31. — Perla burmeisteriana
32. — Leuctra fusca

Source : MNHN, Paris

L'helminthofaune des *Neomys fodiens* habitant les berges de la vallée du Sègre, au-dessous de l'altitude 1 200 m, montre des caractères très proches de ceux de la station 8, et notamment une prévalence très faible de l'espèce *P. pyrenaica*. Nous avons pu dans la plupart des cas relier aussi la rareté de cette parasitose aux modifications des conditions de l'environnement (eutrophisation en particulier), qui ne permettent pas la vie du vecteur *P. marginata*. Cette espèce y est remplacée par *D. cephalotes*, plus résistante aux effets de la pollution, comme le montre le classement des Plécoptères (tableau 21) en fonction de leur tolérance à l'égard de la pollution établi par WINKLER (1964).

En conclusion, il ressort de notre synthèse épidémiologique que les processus de la transmission parasitaire offrent, chez les cinq cycles de Digènes, une adaptation très poussée aux conditions de milieu de notre région, puisqu'une positivité de l'hôte définitif a été décelée presque en tous les points de son aire de distribution. Le niveau de contamination peut se révéler néanmoins parfois très différent d'une station à l'autre. Nous avons montré que celui-ci était directement lié à la densité des métacercaires dans les biocénoses. Indirectement, il dépend des facteurs qui agissent sur cette densité et qui peuvent être de nature variée. Nous avons démontré que les principaux sont :

— l'éloignement du foyer à *Bythinella* qui détermine l'importance du flux cercarien ;
— la densité des vecteurs ;
— la qualité des vecteurs, elle-même en relation avec la chimie des eaux.

Source : MNHN, Paris

CINQUIÈME PARTIE

COMPARAISON ET ORIGINALITÉ DE LA DYNAMIQUE DES FOYERS A CYCLOPHYLLIDES ET A DIGÈNES

S'il ressort de notre étude que les foyers d'infestation à *Choanotaenia* peuvent s'intégrer, sur le plan de leur fonctionnement, à certains des grands complexes pathogènes connus, la dynamique des cinq distomatoses montre par contre des particularités épidémiologiques totalement inédites.

Pour permettre une comparaison aisée avec les modèles épidémiologiques proposés dans le cas de plusieurs zoonoses, nous assimilerons dans notre exposé les parasitoses étudiées à d'authentiques métazoonoses (maladies se transmettant des animaux Vertébrés à l'Homme en faisant intervenir un vecteur Invertébré).

S'il apparaît en effet que l'Homme ne fait pas partie des complexes pathogènes qui nous ont occupé jusqu'ici, l'éventualité de son intégration dans certains cycles étudiés, à la faveur de lentes transformations adaptatives des parasites, ne saurait être écartée *a priori*. Selon plusieurs auteurs, l'Homme ne ferait d'ailleurs pas partie à l'origine de la plupart des complexes pathogènes ; son introduction ne s'y serait réalisée que secondairement.

Nous nous proposons dans cette dernière partie de dégager successivement les particularités dynamiques des foyers des deux types de parasitoses (Cestodoses et Distomatoses) en les comparant avec les principaux modèles de zoonoses décrits.

I. — Fonctionnement des foyers a *Choanotaenia*.

La circulation de l'agent pathogène s'effectue dans cette zoonose chez deux hôtes (la Musaraigne et la Limace) qui montrent des aires de distribution très inégales au plan de leur étendue. Si, comme nous l'avons noté plus haut, les *Sorex* et les *Neomys* ont pu être répertoriés pratiquement dans l'ensemble de notre région, les *Arion* ne vivent au contraire, du fait de leurs exigences écologiques, que sur des surfaces très limitées. Nous nous trouvons ramené ici au cas où l'aire du Vertébré dépasse largement celle du vecteur qui joue alors le rôle de véritable « élément focalisateur » de l'infestation. Il en résulte que les aires des parasitoses à *Choanotaenia* sont représentées par un petit nombre de foyers élémentaires, disjoints, correspondant aux points de recouvrement des aires des deux hôtes du cycle. C'est en ces points que sont réunies toutes les conditions écologiques *indispensables à la réalisation du cycle et donc au maintien de l'endémie* : le terme « endémiotope » nous semble correspondre au vocable le plus adapté pour désigner ces points où s'effectuent tous *les processus de transmission du cycle.*

Notons que, du fait de l'immobilisme de l'unique stade libre du cycle (embryon hexacanthe enfermé dans l'œuf) et du caractère très limité des migrations du vecteur, l'essaimage de l'agent infestant ne s'observe jamais dans ce complexe pathogène. De ce fait, le foyer d'infestation du Vertébré se trouve strictement circonscrit dans l'aire de l'endémiotope.

Source . MNHN, Paris

Au plan biogéographique, un tel modèle épidémiologique relève dans la classification proposée par Rioux et Golvan (1969) du type 2 (prècellence du vecteur) qui caractérise les zoonoses à Trypanosomatidés (et particulièrement les Leischmanioses).

II. — Fonctionnement des foyers a distomes.

L'agent pathogène doit ici nécessairement accomplir son cycle chez trois hôtes (deux hôtes vecteurs dont le premier est un Mollusque, et un hôte Vertébré). Dès lors, le déroulement complet du cycle ne peut avoir lieu que dans la surface commune aux aires géographiques des trois hôtes. Celle-ci correspond par conséquent à l'endémiotope.

Si l'aire de dispersion de l'hôte Vertébré (*Sorex* ou *Neomys*) et celle du ou des deuxièmes hôtes couvrent, dans les cinq distomatoses étudiées, l'ensemble de notre région, le Mollusque vecteur (*Bythinella*) ne vit qu'en des stations très peu nombreuses et de surface réduite. Les endémiotopes sont ainsi représentés par un très petit nombre de biotopes, isolés et distribués autour du plateau cerdan.

Nous avons pu démontrer toutefois que les limites des foyers d'infestation ne coïncidaient nullement avec celles des endémiotopes : dans la plupart des cas, les cinq distomatoses sévissent en effet pratiquement sur toute l'étendue de l'aire de l'hôte Vertébré.

Nous avons prouvé que la contamination de l'hôte Vertébré hors de l'endémiotope avait été rendue possible grâce au processus original d'essaimage de l'agent infestant (métacercaire). Rappelons que cette dispersion est la résultante à la fois de l'aptitude de la cercaire à la dérive et de son adaptation à un spectre d'hôtes montrant une large répartition altitudinale.

Sur le plan du fonctionnement, ce complexe pathogène peut être subdivisé en deux aires fondamentales :

— une première aire, extrêmement réduite, l'endémiotope, qui représente *l'aire de productivité parasitaire* (fig. 56 A). Dans notre région, cette aire comprend un certain nombre de biotopes, peu nombreux, mais qui, de par leur localisation géographique particulière, assurent néanmoins un apport de cercaires dans l'ensemble de l'aire de l'hôte définitif. Les foyers de productivité sont les mêmes pour les cinq zoonoses, puisque le Mollusque vecteur est commun aux cinq cycles. Notons à ce sujet que l'évolution des cinq Digènes chez le Mollusque présentant dans notre région l'aire de *distribution la plus réduite* pourrait être interprétée au premier abord comme un facteur limitant pour les cycles. En fait, compte tenu du fonctionnement du complexe parasitaire, la sélection de cette adaptation doit être considérée comme une réussite remarquable au plan épidémiologique. Il convient de souligner que *seuls les hôtes définitifs habitant l'endémiotope jouent un rôle dans le maintien de l'endémie.*

— une deuxième aire, très vaste, qui correspond à l'aire de *dispersion parasitaire.* Dans le cas des cinq zoonoses, l'étendue spatiale de cette aire est sensiblement la même. En effet, bien que le spectre des hôtes vecteurs de chaque cycle comprenne un nombre différent d'espèces, la somme des aires de distribution de ces hôtes est en fait très voisine. Dans le cas des cycles du type *P. pyrenaica* à large spectre (fig. 56 C), nous avons montré que les divers vecteurs présentaient une répartition altitudinale limitée et complémentaire : à l'inverse, dans les cycles du type *S. neomydis* (fig. 56 B), à spectre réduit, les vecteurs offrent individuellement une distribution beaucoup plus importante que dans le premier type. Cette communauté des particularités biogéographiques du spectre des vecteurs des cinq cycles ne peut manquer d'éveiller notre intérêt. Peut-être faut-il rechercher là l'explication des problèmes complexes concernant la spécificité de chaque parasite à l'égard de ses hôtes, que nous avions évoqués dans la partie biologique. Nous ne saurions toutefois perdre de vue que, en dépit de leurs similitudes d'ordre biogéographique, les cinq spectres de vecteurs traduisent, par les caractères de leur composition qualitative, des potentialités adaptatives bien définies et limitées pour chaque Digène. Seules quelques espèces de la biocénose des cours d'eau appartenant à des entités systématiques plus ou moins larges selon les parasites s'interposent pour assurer la transmission du Mollusque au Vertébré. Les cycles de *P. pyrenaica* et de *S. neomydis* d'une part, et de *E. squamula* d'autre part, illustrent les cas extrêmes des possibilités évolutives des cinq Digènes : dans le premier cas (fig. 57), la

Source : MNHN, Paris

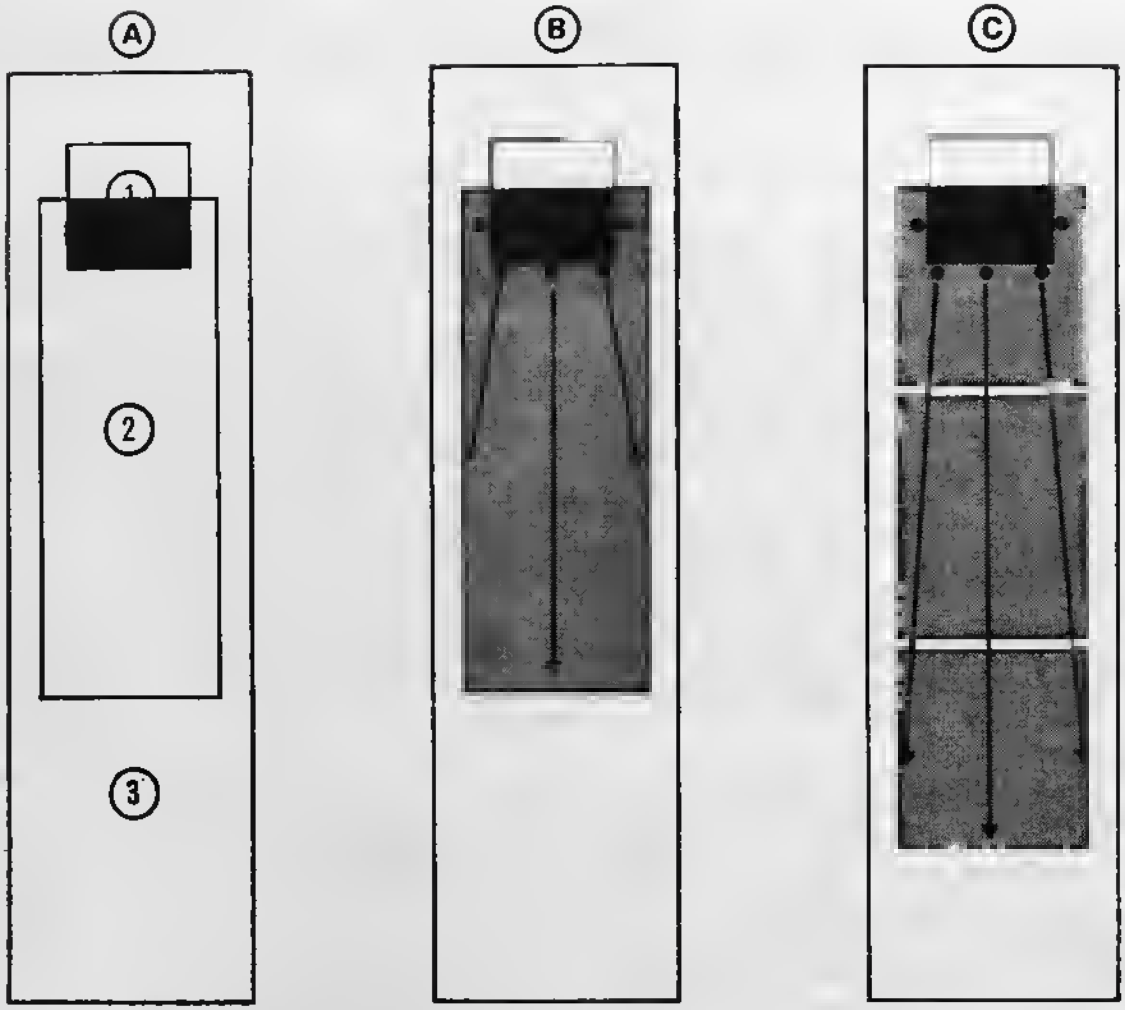


FIG. 56. — Fonctionnement des foyers épidémiologiques à Distomes.

A — Absence de dispersion de l'agent infestant : le foyer d'infestation se confond avec l'endémiotope ■. 1, 2 et 3 : aires de distribution respectives du Mollusque, de l'hôte vecteur et de l'hôte définitif.

B et C : Existence d'une dispersion de l'agent infestant (flèches) : les limites du foyer d'infestation ne coïncident nullement avec celles de l'endémiotope. L'étendue de l'aire de dispersion ■ est liée à celle du (B) ou des (C) hôtes vecteurs du cycle.

spécificité du parasite pour son vecteur est relativement large (à l'échelle d'un sous-ordre : Plécoptères *Setipalpia* ou de deux ordres : Trichoptères et Plécoptères) ; dans le second cas, le parasite est strictement spécifique d'une espèce (*Rana temporaria*).

Si les biotopes vivants utilisés par les parasites sont ainsi plus ou moins nombreux suivant le cas, les modalités du fonctionnement des parasitocénoses des Digènes offrent une remarquable homogénéité chez les cinq espèces. Un tel modèle de dynamique parasitaire ne montre pas d'équivalent dans les différentes zoonoses connues. Il représente à nos yeux une adaptation remarquable sur le plan épidémiologique des cinq Digènes aux conditions écologiques du foyer naturel.

Source : MNHN, Paris

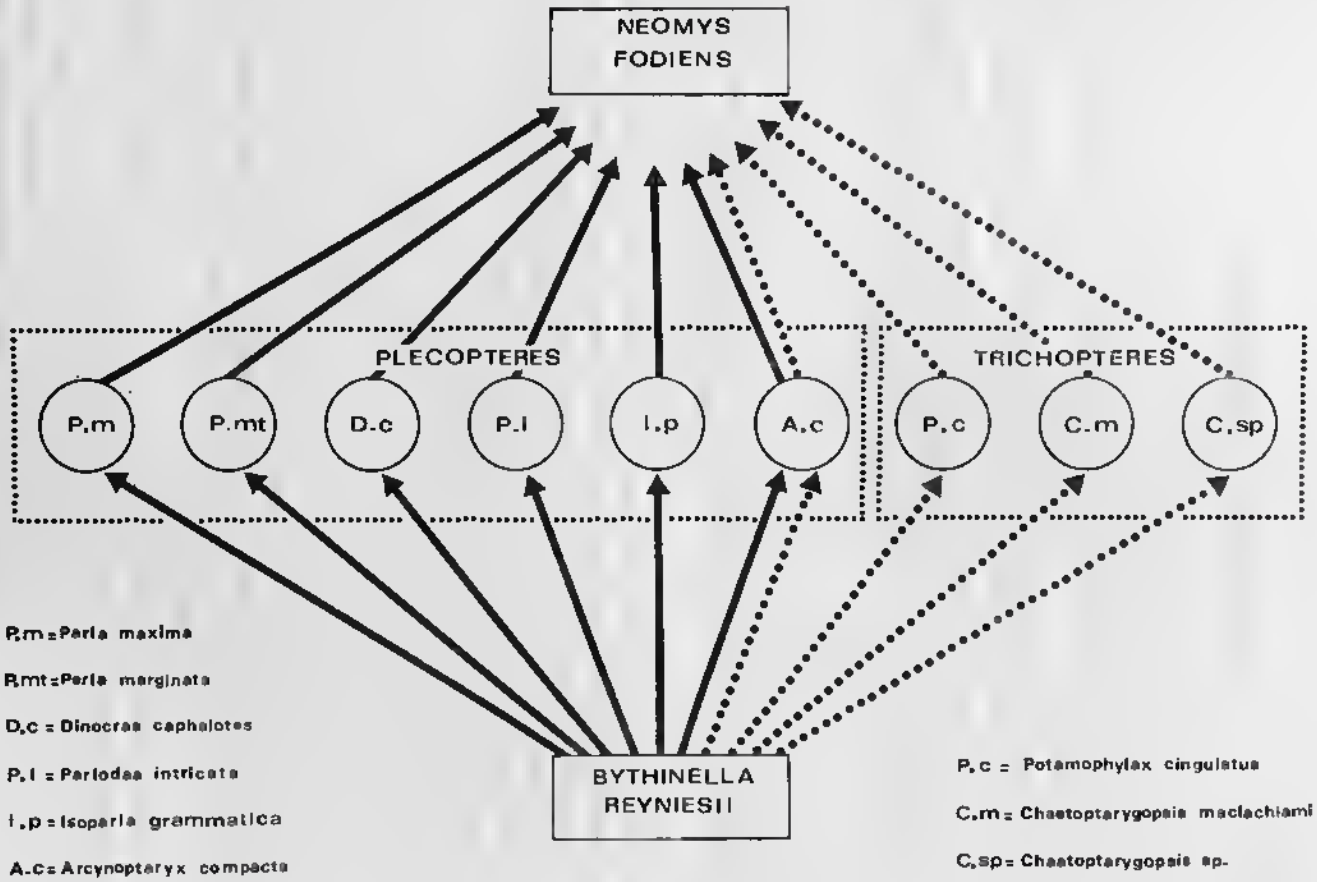


FIG. 57. — Représentation schématique des modalités du cycle biologique de *P. pyrenaica* (———) et de *S. neomydis* (. . .) dans la vallée de la Lladure.

Source : MNHN, Paris

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Nos recherches ont été orientées vers l'étude des cycles biologiques et des modalités de la transmission de sept espèces de Plathelminthes (2 Cestodes Cyclophyllides et 5 Trématodes Digénes) parasites de *Soricinae* d'altitude.

Sur le plan systématique, quatre des Plathelminthes étudiés appartiennent à des espèces déjà connues : ce sont le Cyclophyllide, *Choanotaenia crassiscolex* (Von Linstow, 1898) et les Digènes, *Skrjabinophyetus neomydis* (Dimitrova et Genov, 1967), *Nephrotrema truncatum* (Leuckart, 1842) et *Eurythelmis squamula* (Rudolphi, 1819). Les trois autres ont été décrits à la suite de nos recherches : il s'agit du Cyclophyllide, *Choanotaenia estavarensis* Euzet et Jourdane, 1968 et des Digénes, *Pseudocephalotrema pyrenaica* Combes et Jourdane, 1969 et *Skrjabinophyetus soricis* Jourdane, 1973.

*
* *

Pour chacune des sept espèces de Platbelminthes, nous avons réalisé expérimentalement le cycle évolutif depuis le premier hôte intermédiaire jusqu'à l'hôte définitif.

En ce qui concerne les Cyclophyllides, seul le cycle de *Ch. crassiscolex* était connu. Néanmoins, nous avons montré que cette espèce présente dans les Pyrénées des *potentialités évolutives plus limitées* qu'en Europe Centrale : elle n'évolue en effet à l'état larvaire que chez deux espèces de Limaces, *Arion lusitanicus* et *Agriolimax reticulatus*, et à l'état adulte que chez les Musaraignes du genre *Sorex*. La réalisation expérimentale du cycle a montré que l'organogenése larvaire de cette espèce passait par une série de stades fondamentaux, morpbologíquement trés distincts, dont la connaissance devrait se révéler du plus haut intérêt pour les études phylogénétiques.

Le cycle de *Ch. estavarensis*, décrit pour la premiére fois, est trés voisin de celui de *Ch. crassiscolex* : le parasite se développe chez les mêmes hôtes intermédiaires et l'évolution larvaire comporte les mêmes stades fondamentaux.

Une étude de la morphogenèse larvaire des deux *Choanotaenia* en fonction de la température a permis de mettre en évidence que l'évolutíon normale du cysticercoïde n'était possible qu'à des températures compríses dans *un intervalle défini* (entre + 11° C et + 20° C). Lorsque la température est inférieure à cet íntervalle, la larve des deux Cyclophyllides présente la particularité d'entrer *en état de quiescence*. Une telle réponse biologique aux conditions défavorables du milieu ne semble pas avoír été signalée à ce jour chez les Platbelmínthes.

En ce qui concerne les Dígènes, les 5 cycles étudiés offrent l'originalité de se dérouler cbez le même premier hôte intermédíaire : le Prosobranche *Bythinella reyniesii*.

— Le cycle de *P. pyrenaica* est comparable à ceux d'autres espèces de la famille des *Lecithodendriidae :* les cercaires s'enkystent dans la cavité générale de larves d'Insectes Plécoptères. La composition qualitatívc et quantitative du spectre des deuxiémes hôtes s'avère toutefois remarquable : en effet, bien que le parasite ne puisse se développer que cbez les Plécoptéres *Setipalpia*, l'expérimentation a démontré, qu'au sein de cette entité systématique, les potentialités évolutives étaient très larges, puisque nous n'avons pas rencontré d'espèces réfractaires.

— Le cycle de *S. neomydis* était partiellement élucidé jusqu'ící : la description morphologíque incomplète de la cercaire ne permettait pas notamment de la distinguer de celle de *N. truncatum*. Le

Source : MNHN, Paris

deuxième hôte intermédiaire est représenté par plusieurs espèces de Trichoptères *Limnephilidae* et par une espèce de Plécoptère. La spécificité du parasite à l'égard du deuxième hôte intermédiaire apparaît dans le cas de ce Digène particulièrement complexe.

— Le cycle de *S. soricis*, nouveau, est très voisin de celui de *S. neomydis* : les formes larvaires sont très proches morphologiquement et la métacercaire est hébergée par les mêmes hôtes intermédiaires.

— Le cycle de *N. truncatum* constitue le deuxième cycle connu de la famille des *Troglotrematidae*. L'évolution du parasite au stade métacercaire a lieu chez deux espèces d'Annélides. Nous avons fait connaître, pour la première fois chez les Digènes rénaux, la voie de migration du parasite chez son hôte Vertébré. Cette étude a permis de révéler la présence d'une *phase hépatique obligatoire dans le cycle du parasite*. Un autre trait remarquable de la biologie de *N. truncatum* a pu aussi être pressenti, à la fois par une analyse statistique des données épidémiologiques de la distomatose et par l'expérimentation : une Musaraigne ayant contracté la distomatose à *N. truncatum* semble pouvoir *être protégée pendant toute sa vie contre une deuxième infestation*. Les modalités de mise en jeu des processus de défense de la Musaraigne ne sont pas sans rappeler les mécanismes de protection de nature immunologique.

— Le cycle de *E. squamula* offre beaucoup de parentés avec celui des deux autres espèces de *Euryhelmis*, décrits en Amérique. Toutefois, l'espèce *E. squamula* montre une spécificité stricte à l'égard du deuxième hôte intermédiaire, puisqu'elle ne parasite que des *Rana temporaria* adultes.

Dans le cas des cycles de *S. neomydis* et *N. truncatum*, la réussite expérimentale de l'infestation du Mollusque a permis de décrire les modalités de l'évolution et la morphologie des stades larvaires parasites chez cet hôte.

Au cours de l'étude morphologique des cercaires, nous avons joint pour les 5 Digènes une description chétotaxique dont l'intérêt, tant pour l'identification des cercaires que pour les études phylogénétiques, s'avère de plus en plus primordial.

*
* *

Dans le domaine de l'écologie des cycles, nous avons mené une étude aussi précise que possible des processus fondamentaux de la transmission du parasite aux milieux-hôtes successifs du cycle. Dans ce champ d'étude si délicat que constitue l'écologie du développement et de la transmission, nous avons réservé une place importante à l'analyse quantitative comparée des populations du parasite à chacun de ses stades, dans le but d'apprécier le bilan budgétaire du cycle.

Chez les Cyclophyllides, après avoir recherché dans la nature les hôtes effectivement parasités par les deux *Choanotaenia*, nous nous sommes attaché à déterminé les rapports précis existant entre la chorologie des hôtes et les limites du foyer des deux parasitoses. La circulation de chaque *Choanotaenia* se fait dans la nature chez un vecteur unique, *A. lusitanicus*, qui ne vit, du fait de ses exigences écologiques, que sur des aires très limitées. Dès lors, le vecteur joue le rôle, dans le cas des deux parasitoses, de véritable *élément focalisateur* de l'infestation. L'observation de relations précises entre le vecteur et plusieurs facteurs du milieu, eux-mêmes dépendants de certaines formations végétales, a permis d'utiliser ces dernières, grâce à leur *qualité d'intégrateur des conditions du milieu*, pour cartographier les foyers de chaque parasitose.

Nous avons précisé, à l'intérieur de plusieurs foyers d'infestation, les caractères de la dynamique annuelle des *Choanotaenia* en rapport avec les cycles biologiques des hôtes et le milieu (température en particulier). Parmi les caractères les plus marquants de cette dynamique, la différence très importante existant dans la durée des périodes de parasitose des deux hôtes a retenu toute notre attention. La longévité des adultes de *Choanotaenia* et l'aptitude à la quiescence des larves sont apparues comme deux caractères fondamentaux pour le fonctionnement du foyer.

Une étude comparée du niveau de parasitisme des hôtes dans les cycles des deux *Choanotaenia* a permis enfin de souligner l'importance des modalités de la transmission dans la composition quantitative de la population parasitaire.

Source : MNHN, Paris

Chez les Digènes, l'étude de l'écologie du développement et de la transmission a été envisagée conjointement pour les cinq espèces aux trois niveaux : Mollusque, deuxième hôte intermédiaire, hôte définitif.

L'existence dans les conditions naturelles d'une spécificité des cinq Digènes vis-à-vis du Mollusque *Bythinella reyniesii* a motivé une étude détaillée à la fois de la biologie et de l'écologie de cet hôte. Il ressort de cette étude que les biotopes à *B. reyniesii* sont en Cerdagne très peu nombreux et extrêmement localisés : ce Prosobranche ne se rencontre en effet qu'au niveau de certaines sources froides, situées pour la plupart au-dessus de 1 800 m d'altitude. La chorologie du Mollusque a permis ici aussi de montrer l'intérêt de l'utilisation de la végétation spontanée en tant *qu'indicateur écologique* d'un environnement précis.

L'étude de la dynamique dans le temps du parasitisme du Mollusque a révélé que *l'émission cercarienne a lieu durant toute l'année* dans le cas des cinq parasitoses, malgré la rigueur des conditions thermiques hivernales, ce qui rend possible *une transmission continue* du parasite au deuxième hôte. Compte tenu de cette possibilité de développement larvaire aux très basses températures, les Digènes semblent avoir réussi de façon plus parfaite que les Cyclophyllides *Choanotaenia* la conquête du domaine montagnard.

Les caractéristiques de la transmission au deuxième hôte ont été étudiées à la fois dans les conditions expérimentales et dans la nature.

L'analyse en laboratoire a permis de démontrer, dans le cas des cycles présentant un spectre de deuxièmes hôtes large, l'existence d'une véritable hiérarchie entre les hôtes possibles en ce qui concerne leur « valeur » pour la cercaire.

Dans la nature, il s'est avéré que la transmission des cinq Digènes se réalisait à la fois dans et en dehors des biotopes à *Bythinella*.

Au cœur des biotopes à *Bythinella*, nous avons montré que la réussite sur le plan quantitatif de la transmission parasitaire était déterminante pour le maintien de chaque parasitose étudiée. Les adaptations les plus poussées à cet impératif démographique ont été observées dans les stations où la transmission parasitaire peut se réaliser durant tout le cycle annuel : la continuité de l'infestation y est assurée par l'adaptation du parasite soit à un hôte vecteur dont la vie larvaire *dure une année*, soit à un spectre d'*hôtes vicariants dans le temps*. Dans ces stations, l'infestation du Vertébré — hôte définitif pourra ainsi se faire de façon continue.

Hors des zones à *Bythinella*, la transmission de l'agent infestant (cercaire) au deuxième hôte a été prouvée pour les cinq Distomatoses et son importance quantitative démontrée pour l'ensemble des vallées de notre région

Ce processus, dont le rôle et l'importance épidémiologique n'avaient jamais été soupçonnés, a été rendu possible :

— d'une part, grâce au phénomène de *dispersion passive des cercaires avec le « drift »* ;

— d'autre part, grâce à l'adaptation du parasite soit à un hôte vecteur colonisant *toute la vallée*, soit à un spectre d'hôtes vecteurs *vicariants dans l'espace*.

Les recherches, au niveau de l'hôte définitif, sur le bilan quantitatif des transmissions parasitaires successives de chacun des cycles, ont mis en évidence que le niveau d'endémie des cinq distomatoses était directement lié à la densité des métacercaires dans les biocénoses. Parmi les facteurs qui agissent sur cette densité, les principaux se sont révélés être l'éloignement du biotope à *Bythinella*, la densité et la qualité des vecteurs.

La comparaison du rapport de la population du parasite chez les deux derniers hôtes du cycle dans les principaux types de stations, a permis de montrer que la valeur de ce rapport, qualifié de « *cœfficient de perte* », avait une réelle signification écologique.

*
* *

Dans la dernière partie enfin, nous avons essayé de dégager l'originalité du fonctionnement des deux parasitoses (Cestodoses et Distomatoses) en les comparant avec les principaux types de zoo-

Source : MNHN, Paris

noses. Il résulte de cette étude que la dynamique des foyers des cinq Distomatoses montre des caractéristiques épidémiologiques totalement inédites. Sur le plan de leur fonctionnement, nous avons été amené à distinguer dans ces foyers deux aires fondamentales :

— une première aire, extrêmement réduite, représentant *l'aire de productivité parasitaire.* Cette aire correspond à *l'endémiotope,* terme que nous réservons exclusivement pour qualifier les zones où s'effectuent tous les processus de transmission du cycle ;

— une deuxième aire, très vaste, équivalent à *l'aire de dispersion parasitaire.* Les conditions nécessaires au maintien de la zoonose ne se trouvent cependant pas réalisées dans cette aire, du fait de l'absence du Mollusque.

Par l'ensemble de leurs caractères, les 7 Plathelminthes apparaissent parfaitement adaptés aux conditions écologiques des milieux pyrénéens. Il semble qu'au cours de l'évolution des différentes espèces, dont les populations constituent de véritables isolats, seuls aient été sélectionnés les gènes qui avaient une réelle valeur adaptative.

***

Ce travail nous a ainsi permis de faire connaître les grands traits de la biologie et de l'écologie des cycles des Plathelminthes les plus fréquemment rencontrés chez les *Soricidae* d'altitude pyrénéens. Nous avons conscience toutefois que cette étude n'a pas un caractère exhaustif, car de nombreux problèmes n'ont pu être abordés, tels par exemple la productivité parasitaire au niveau du Mollusque ou la pathologie des hôtes des cycles avec ses implications immunologiques. Nous pensons que les Plathelminthes de *Soricidae* constituent un matériel de choix pour des recherches futures dans ces deux domaines.

Source : MNHN, Paris

RÉSUMÉ

PREMIÈRE PARTIE : STATIONS PROSPECTÉES. MÉTHODOLOGIE.

Chapitre premier : Stations prospectées.

Les recherches ont été menées dans la partie orientale de la chaîne pyrénéenne. Les cinquante stations qui ont été prospectées dans cette région font l'objet d'une description sommaire.

Chapitre deuxième : Méthodologie.

Les techniques de travail couramment utilisées en laboratoire et sur le terrain sont brièvement passées en revue.

DEUXIÈME PARTIE : BIOLOGIE DES CYCLOPHYLLIDES ET ÉCOLOGIE DE LEURS CYCLES.

Chapitre premier : Biologie des Cyclophyllides.

Les espèces *Choanotaenia crassiscolex* et *Choanotaenia estavarensis* évoluent dans les conditions expérimentales chez deux espèces de Limaces : *Arion lusitanicus* et *Agriolimax reticulatus*. Le développement larvaire des deux Cyclophyllides se fait selon les mêmes modalités et comporte quatre stades fondamentaux, morphologiquement très distincts.

L'évolution larvaire ne peut avoir lieu pour les deux Cestodes qu'à des températures comprises dans un intervalle bien défini (entre + 11° C et + 20° C). Lorsque la température est inférieure à + 10° C, la larve entre en état de quiescence à l'intérieur du corps de la Limace et se reprend son évolution que si la température s'élève au-dessus de cette valeur seuil. A des températures supérieures à + 20° C, la morphogenèse larvaire est affectée par de nombreux phénomènes de tératologie.

Chapitre deuxième : Écologie des cycles.

Dans la nature, seul *A. lusitanicus* joue le rôle de vecteur dans le cycle des deux *Choanotaenia*. Ce Mollusque est considéré comme le véritable élément focalisateur des deux parasitoses. L'écologie de cette Limace montre que sa distribution est en étroite relation avec certaines formations végétales qui peuvent être dès lors utilisées pour cartographier les foyers d'extension des deux parasitoses.

La dynamique annuelle de la population des deux *Choanotaenia* est conditionnée à la fois par le cycle biologique des hôtes et par la température qui n'autorise le développement larvaire que pendant les trois mois d'Été. La longévité des adultes de *Choanotaenia* et l'aptitude à la quiescence des larves jouent un rôle fondamental dans cette dynamique.

TROISIÈME PARTIE : BIOLOGIE DES DIGÈNES.

Chapitre premier : *Pseudocephalotrema pyrenaica* Combes et Jourdane, 1969.

L'évolution biologique de ce Digène se fait chez les hôtes suivants :

— Premier hôte intermédiaire : le Mollusque Prosobranche *Bythinella reyniesii* ;
— Deuxièmes hôtes intermédiaires : Plécoptères *Setipalpia* ;
— Hôte définitif : la Musaraigne *Neomys fodiens*.

Source : MNHN, Paris

Chapitre deuxième : *Skrjabinophyetus neomydis* Dimitrova et Genov, 1967.

Les hôtes impliqués dans le cycle de *S. neomydis* sont :

— Premier hôte intermédiaire : *Bythinella reyniesii* ;
— Deuxièmes hôtes intermédiaires : plusieurs espèces de Trichoptères *Limnephilidae* et le Plécoptère *Arcynopteryx compacta* ;
— Hôte définitif : *Neomys fodiens*.

Chapitre troisième : *Skrjabinophyetus soricis* Jourdane, 1973.

Les stades larvaires parasites de *S. soricis* sont hébergés par les mêmes hôtes que ceux de *S. neomydis*. La forme adulte parasite exclusivement la Musaraigne *Sorex araneus*.

Chapitre quatrième : *Nephrotrema truncatum* (Leuckart, 1842).

Le cycle évolutif de *N. truncatum* se déroule chez les hôtes :

— Premier hôte intermédiaire : *Bythinella reyniesii* ;
— Deuxièmes hôtes intermédiaires : *Erpobdella octoculata* et *Tubifex* sp. ;
— Hôtes définitifs : *Neomys fodiens* et *Sorex araneus*.

La voie de migration de ce Digène chez son hôte définitif comporte une phase parasitaire hépatique obligatoire.

Les données épidémiologiques et les infestations expérimentales révèlent qu'une Musaraigne qui a contracté la distomatose à *N. truncatum* semble pouvoir être protégée pendant toute sa vie contre une deuxième infestation.

Chapitre cinquième : *Euryhelmis squamula* (Rudolphi, 1819).

Trois hôtes seulement sont impliqués dans le cycle de *E. squamula* :

— Premier hôte intermédiaire : *Bythinella reyniesii* ;
— Deuxième hôte intermédiaire : l'Amphibien *Rana temporaria* ;
— Hôte définitif : *Neomys fodiens*.

Quatrième partie : écologie des cycles de Digènes.

Chapitre premier : Infestation du Mollusque.

Les exigences de *B. reyniesii* à l'égard des conditions de milieu sont très strictes. Ce Mollusque ne vit qu'au niveau de certaines sources froides d'altitude. Malgré la rigueur des conditions thermiques hivernales régnant dans ces sources (température voisine de 0°5 C), l'émission cercarienne a lieu de façon continue dans le cas des cinq Distomatoses, rendant ainsi possible une transmission continue du parasite au deuxième hôte intermédiaire.

Chapitre deuxième : Infestation du deuxième hôte intermédiaire.

Les résultats expérimentaux concernant les modalités d'infestation du deuxième hôte démontrent qu'il existe dans le cas de plusieurs cycles une véritable hiérarchie entre hôtes possibles vis-à-vis de la cercaire.

Dans la nature, la transmission du parasite au deuxième hôte peut avoir lieu à la fois dans et en dehors des biotopes à *B. reyniesii*.

Dans les biotopes à *Bythinella*, la réussite sur le plan quantitatif de la transmission parasitaire au deuxième hôte est déterminante pour le maintien de chaque parasitose. L'adaptation du parasite soit à un hôte dont la vie larvaire dure une année, soit à un spectre d'hôtes vicariants dans le temps, y rend possible une infestation continue du deuxième hôte pendant tout le cycle annuel.

Source : MNHN, Paris

En dehors des biotopes à *Bythinella*, la transmission de l'agent infestant (cercaire) au deuxième hôte est permise :
— d'une part, grâce au phénomène d'entraînement passif des cercaires avec le « drift » ;
— d'autre part, grâce à l'adaptation du parasite soit à un hôte vecteur colonisant toute la vallée, soit à un spectre d'hôtes vecteurs vicariants dans l'espace.

Chapitre troisième : Infestation de l'hôte définitif.

Le niveau d'endémicite de chaque distomatose chez l'hôte définitif est déterminé par la densité des métacercaires dans les biocénoses. Indirectement, il dépend des facteurs qui agissent sur cette densité et dont les principaux sont : l'éloignement du point d'émission cercarienne, la qualité et la densité des vecteurs.

Cinquième partie : comparaison et originalité de la dynamique des foyers a Cyclophyllines et a Digènes.

Si les foyers à Cyclophyllides peuvent être assimilés sur le plan de leur fonctionnement à certains des grands complexes pathogènes connus, la dynamique des foyers à Digènes se révèle par contre très originale. Deux aires principales sont distinguées dans ces foyers :
— une première aire, extrêmement réduite, l'endémiotope, qui représente l'aire de productivité parasitaire. C'est l'aire où ont lieu tous les processus de transmission du cycle ;
— une deuxième aire, englobant la presque totalité du foyer, qui correspond à l'aire de dispersion parasitaire.

* * *

Source : MNHN, Paris

SUMMARY

PART I : PROSPECTED STATIONS. METHODOLOGY.

Chapter I : Prospected stations.

Research work has been done in the Eastern part of the Pyrenees. A brief description of the fifteen stations prospected in that area is given.

Chapter II : Methodology.

This is a brief survey of techniques currently used in laboratory and in the field.

PART II : BIOLOGY OF CYCLOPHYLLID CESTODES AND ECOLOGY OF THEIR LIFE CYCLES.

Chapter I : Biology of Cyclophyllid cestodes.

Under experimental conditions, the species *Choanotaenia crassiscolex* and *Choanotaenia estavarensis* develop in two species of slugs : *Arion lusitanicus* and *Agriolimax reticulatus*. The larval development of the two cyclophyllid cestodes follows the same course and can he divided into four main stages, clearly distinguishahle from a morphological point of view.

The larval evolution is possible only within a definite range of temperatures (hetween + 11° C and + 20° C). Whenever the temperature falls helow + 10° C, the larvae hecomes quiescent within the hody of the slug. It will not develop again unless the temperature rises ahove this threshold. Whenever the temperature rises ahove + 20° C, the larval morphogenesis suffers from various teratological phenomena.

Chapter II : Ecology of the life cycles.

Under natural conditions, the only vector for the cycles of the two *Choanotaenia* is *A. lusitanicus*. This snail is regarded as the element truly responsihle for the appearance of focuses of these two parasitic diseases.

The ecology of this slug shows that its geographical distrihution is dependent on some hotanical associations which can he used to chart out the seats of the two parasitic diseases.

The yearly dynamics of the population of the two *Choanotaenia* is determined hoth hy the hiological cycle of the hosts and hy the temperature which enahle the larvae to develop only during three months in summer. The long span of life od the adult *Choanotaenia* and the larvae's capacity for hecoming quiescent play a central part in this dynamics.

PART III : BIOLOGY OF DIGENETIC TREMATODES.

Chapter I : *Pseudocephalotrema pyrenaica* Combes et Jourdane, 1969.

The hiological evolution of this digenetic trematode takes place in the following hosts :
— First intermediate host : the *prosobranchia* snail *Bythinella reyniesii* ;

Source . MNHN, Paris

— Second intermediate hosts : the *setipalpia* stoneflies ;
— Definitive host : the shrew *Neomys fodiens*.

Chapter : II *Skrjabinophyetus neomydis* Dimitrova et Genov, 1967.

The hosts playing a part in the life cycle of *S. neomydis* are :
— First intermediate host : *Bythinella reyniesii* ;
— Second intermediate hosts : several species of *Limnephilidae* caddisflies and the stoneflie *Arcynopteryx compacta* ;
— Definitive host : *Neomys fodiens*.

Chapter III : *Skrjabinophyetus soricis* Jourdane, 1973.

The parasitic larval stages of *S. soricis* are harboured by the same hosts as those of *S. neomydis*. The adult parasitizes the shrew *S. araneus* exclusively.

Chapter IV : *Nephrotrema truncatum* (Leuckart, 1842).

The life cycle of *N. truncatum* develops in the following hosts :
— First intermediate host : *Bythinella reyniesii* ;
— Second intermediate hosts : the leeche *Erpobdella octoculata* and the oligochete *Tubifex* sp. ;
— Definitive host : *Neomys fodiens* and *Sorex araneus*.

In the course of its migration within the body of its final host, an hepatic phasis can always he observed.

Epidemiological data and experimental infestations show that a shrew affected by this distomatosis seems protected against another infestation for the rest of its life.

Chapter V : *Euryhelmis squamula* (Rudolphi, 1819).

Three hosts only play a part in the life cycle of *E. squamula* :
— First intermediate host : *Bythinella reyniesii* ;
— Second intermediate host : the amphihian *Rana temporaria* ;
— Definitive host : *Neomys fodiens*.

Part IV : ecology of the life cycles of the digenetic trematodes.

Chapter I : Infestation of the snail.

B. reyniesii requires a suitable environment : this snail lives only near some cold mountain springs. In spite of the severe climatic conditions to which *B. reyniesii* is suhmitted in winter (temperature of about + 0,5° C), the emergence of cercariae takes place continuously in the case of the five digenetic diseases, thus enabling the parasite to pass uninterruptedly to the second intermediate host.

Chapter II : Infestation of the second intermediate host.

Experimental results concerning the mode of infestation of the second intermediate host show the existence of a hierarchy of potential hosts for the cercariae in several cycles.

Under natural conditions, the parasite can he passed on to the second host hoth within and without the habitat of the snail.

In the habitat of the snail, each parasitic disease can perpetuate itself only if the parasite is successfully passed on to the second host in large numhers. The adaptation of the parasite either to a host whose larval life extends over a period one year, or to several hosts which have variable seasonal cycles, allows the continuous infestation of the second host all the year round.

Source . MNHN, Paris

Outside the habitat of the snail, the infestating agent (cercariae) is passed on to the second host :

— on the one hand, because the cercariae are passively carried away with the drift ;
— on the other hand, because the parasite adapts itself either to a vector that spreads all over the river, or to several vectors which show a altitudinal zonation.

Chapter III : Infestation of the definitive host.

The degree of endemicity of each parasitic disease, as far as the definitive host is concerned, is determined by the density of metacercariae in the habitat. It is indirectly dependent on various factors liable to modify the density. The most important among these factors are : the distance from the place of emergence of the cercariae, the quality of the vectors and the density of the vectors.

Part V : comparative study and original features of the dynamics of cyclophyllid cestodes and digenetic trematodes focuses.

The processes at work in the focuses of cyclophyllid cestodes are similar to some of the well known pathogenic complexes ; but the dynamics of the focuses of digenetic trematodes turns out to be rather unique. These focuses are divided into two different areas :

— the first area, extremely small, that we call " endemiotope ", is the area where the parasites multiply. It is in this area that all the processes of parasite transmission take place ;
— a second area, including almost the whole of the focus, is the area over which the parasite spreads.

* * *

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

Abeloos M., 1944. — Recherches expérimentales sur la croissance des Mollusques Arionidés. *Bull. bio. Fr. Belg.*, 78 (3-4) : 215-256.

Anoreiko, O. F., 1969. — Helminth fauna of insectivores in Moldavia. *Problemy parazito.*, 1 : 40-42.

Aubert, J., 1959. — Plecoptera. Insecta helvetica Fauna. Lausanne, 140 p.

Baer, J. G., 1931. — Quelques Helminthes rares ou peu connus du Putois. *Rev. suisse Zool.*, 38 (13) : 313-334.

Baer, J. G., 1931. — Un nouveau genre de Trématode provoquant des lésions dans le rein de la Taupe. *Actes de la Soc. helv. Sci. nat.*, 112 : 338-340.

Baer, J. G., 1943. — Les Trématodes parasites de la Musaraigne d'eau *Neomys fodiens* (Schreb.). *Bull. Soc. neuchâtel Sc. nat.*, 68 : 33-84.

Baer, J. G., 1951. — Ecology of animal parasites. Univ. Illinois Press. Urbana, 224 p.

Baer, J. G. et Joyeux, Ch., 1961. — Classe des Trématodes. In Traité de Zoologie, Grassé. Masson et Cie Édit., Paris, 4 : 561-677.

Bayliss, H. A., 1928. — Records of some Parasitic Worms from British Vertebrates. *Ann. and Mag. Nat. Hist.*, 9 : 433-439.

Bayssade-Dufour, Ch. et Maillard, C., 1974. — Chétotaxie de quatre cercaires d'*Allocreadioidea*. *Ann. Parasit. hum. comp.*, 49 (5) : 521-554.

Berthelemy, C., 1966. — Recherches écologiques et biogéographiques sur les Plécoptères et Coléoptères d'eau courante (*Hydraena* et *Elminthidae*) des Pyrénées. *Annls Limnol.*, 2 (2) : 227-458.

Boeters, H., 1968. — Die *Hydrobiidae* Badens, der Schweiz und der benachbarten französischen Departements (*Mollusca, Prosobranchia*). *Mitt. bad. Landesne. Naturk. Naturschutz.*, 9 (4) : 755-778.

Boeters, H., 1973. — Französische Rissoaceen — Aufsammlungen von C. Bou. *Ann. Spéléol.*, 28 (1) : 63-67.

Bregenzer, A., 1916. — Anatomie und Histologie der *Bythinella dunkeri*. *Zool. Jb. Abt. Anat. u. Ontog.*, 39 : 237-268.

Brennow, U., 1970. — A contribution to the Trematode fauna of the *Soricidae* in the Giessen area and in the Naturpark Hoher Vogelsberg. Part 1. *Z. Parasitenk.*, 33 : 282-313.

Burns, W. C., 1961. — Penetration and development of *Allassogonoporus vespertilionis* and *Acanthatrium oregonense* (*Trematoda : Lecithodendriidae*) cercariae in caddis fly larvae. *J. parasit.*, 47 : 927-932.

Bychovskaya-Pavlovskaya, E., Vysotzkaya, S. O. *et al.*, 1970. — Trematodes of small Mammals from Transkarpathian region. *Parasitologia*, IV (1) : 26-34.

Callot, J., 1946. — Matériaux pour servir à la faune des Distomes de France. *Ann. Parasitol. hum. comp.*, 21 : 199-201.

Capron, A. *et al*, 1974. — Étude *in vitro* des phénomènes immunologiques dans la schistosomiase humaine et expérimentale. I — Étude comparative *in vitro* de l'activité léthale d'immun/sérums sur les formes immatures et sur les formes adultes de *Schistosoma mansoni*. *Int. J. Parasitol.*, 4 : 613-623.

Chevallier, H., 1974. — Les grands *Arion* de France (*Mollusca, Pulmanata*). Taxonomie. Biogéographie. Écologie. Polymorphisme. Croissance et cycle biologique. Thèse Univ., Paris, 233 p.

Cholonkowsky, N., 1906. — Cestodes nouveaux ou peu connus. Première série. *Arch. Parasitol.*, 3 : 332-347.

Source : MNHN, Paris

COLAS, R., 1062. — La pollution des eaux. Presses Universitaires de France, Paris, 128 p.

COMBES, C., 1968. — Biologie, écologie des cycles et biogéographie de Digènes et Monogènes d'Amphibiens dans l'Est des Pyrénées. *Mém. Mus. nat. Hist. nat.* Paris, sér. A, 51 : 1-195.

COMBES, C. et JOURDANE, J., 1969. — *Pseudocephalotrema pyrenaica* n. gen. n. sp. (*Trematoda*) parasite de *Neomys fodiens* (Pennant) dans les Pyrénées. Position taxonomique des genres *Cephalotrema* Baer, 1943 et *Pseudocephalotrema* n. gen. *Vie et Milieu*, 20 (1 C) : 21-28.

COMBES, C., JOURDANE, J. et RICHARD, J., 1974. — Recherches sur le cycle biologique de *Euryhelmis squamula* (Rudolphi, 1819) parasite de *Neomys fodiens* dans les Pyrénées. *Z. Parasitenk.*, 44 : 81-92.

CROWCROFT, P., 1957. — The life of the shrew. Max Reinhard Edit., London, 166 p.

DAJOZ, R., 1970. — Précis d'écologie. Dunod Édit., Paris, 357 p.

DECAMPS, H., 1967 *a*. — Introduction à l'étude écologique des Trichoptères des Pyrénées. *Annls. Limnol.*, 3 (1) : 101-176.

DECAMPS, H., 1967 *b*. — Écologie des Trichoptères de la vallée d'Aure (Hautes-Pyrénées). *Annls. Limnol.*, 3 (3) : 399-577.

DECAMPS, H., 1968. — Vicariances écologiques chez les Trichoptères des Pyrénées. *Annls Limnol.*, 4 (1) : 1-50.

DECAMPS, H., 1971. — La vie dans les cours d'eau. Presses Universitaires de France, Paris, 128 p.

DIMITROVA, E. et GENOV, T., 1967. — *Skrjabinophyetus neomydis* gen. et sp. nov. (*Nanophyetidae* Dollfus, 1939) from *Neomys fodiens* Schr. in Bulgaria. *Helminthologia*, VIIf : 1-4.

DUJARDIN, F., 1845. — Histoire naturelle des Helminthes ou Vers intestinaux. Libr. Encycl. de Roset, Paris, 645 p.

ERASMUS, D. A., 1972. — The biology of Trematodes. Edwart Arnold Publishers, London, 312 p.

EUZET, L. et JOURDANE, J., 1968. — Helminthes parasites des Micromammifères des Pyrénées-Orientales. I. Cestodes de *Neomys fodiens* (Schreber). *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.*, 91 : 31-42.

EUZAT, L. et JOURDANE, J., 1970. — Présence dans les Pyrénées de *Skrjabinophyetus neomydis* Dimitrova E. et Genov T. 1967, digène parasite de la Musaraigne aquatique *Neomys fodiens* (Pennant). *Ann. Parasitol. hum. comp.*, 45 (5) : 585-589.

GENOV, T. et DIMITROVA, E., 1966. — On the Helminthofauna of Insectivorous Mammals in Bulgaria. *Bull. Cent. Helminth. labo.*, 11 : 125-159.

HYNES, H. B., 1970. — The ecology of running waters. Liverpool Univ. Press., 555 p.

ILLIES J., et BOTOSANEANU, L., 1963. — Problèmes et méthodes de la classification et de la zonation écologique des eaux courantes considérées surtout du point de vue faunistique. *Mitt. int. Vercin. theor. angew. Limnol.*, 12 : 1-57.

JOURDANE, J., 1971. — Helminthes parasites des Micromammifères des Pyrénées-Orientales. II. Les Platbelminthes de *Sorieinae*. *Ann. Parasitol.*, 46 (5) : 553-574.

JOURDANE, J., 1972. — Étude expérimentale du cycle biologique de deux espèces de *Choanotaenia* intestinaux des *Soricidae*. *Z. Parasitenk.*, 38 : 333-343.

JOURDANE, J., 1973 *a*. — Étude expérimentale de l'évolution larvaire chez le Mollusque du Digène rénal d'Insectivore *Nephrotrema truncatum* (Leuckart, 1842). *C. R. Acad. Sc. Paris*, sér. D, 276 : 327-329.

JOURDANE, J., 1973 *b*. — Le cycle biologique de *Pseudocephalotrema pyrenaica* Combes et Jourdane, 1970, digène parasite de *Neomys fodiens* dans les Pyrénées. *Z. Parasitenk.*, 42 : 299-314.

JOURDANE, J., 1973 *c*. — Deux nouvelles espèces de Trématodes parasites des *Soricinae* dans les Pyrénées. *Ann. Parasitol.*, 48 (5) : 667-776.

JOURDANE, J., 1974. — Découverte de l'hôte vecteur de *Nephrotrema truncatum* (Leuckart, 1842) (*Trematoda*) et mise en évidence d'une phase hépatique au cours de la migration du parasite chez l'hôte définitif. *C. R. Acad. Sc. Paris*, sér. D, 278 : 1533-1536.

JOYEUX, Ch. et BAER, J., 1936. — Cestodes. In Faune de France, Paris, 613 p.

JOYEUX, Ch. et BAER, J., 1961. — Classe des Cestodes. In Traité de Zoologie, Grassé. Masson et Cie Édit., Paris, 4 : 347-560.

KISIELEWSKA, K., 1958. — The life cycle of *Choanotaenia crassiscolex* (Linstow, 1890) (*Dilepididae*) and some Data Relating to the Formation of its Cysticercoids. *Bull. Acad. polon. Sci.*, cl. 2 ; 6 : 79-84.

Source : MNHN, Paris

Lavandier, P., 1974. — Écologie d'un torrent pyrénéen de haute montagne. 1. Caractéristiques physiques. *Annls Limnol.*, 10 (2) : 173-219.

Leuckart, F. S., 1842. — Zoologische Bruchstücke, 111. Acad. Program Freiburg, 33 p.

Lewis, J. W., 1968. — Studies on the helminth parasites of voles and shrews from Wales. *J. Zool. lond.*, 154 : 313-331.

Maillard, C., 1973. — Cycle évolutif d'*Acanthostomum imbutiforme*. *Ann. Parasitol. hum. comp.*, 48 : 33-46.

Mann, K. H., 1964. — A key to the British freshwater Leeches with notes on their ecology. Scientific publication Freshwater Biological Association, 14, 50 p.

Marconcini, A. et Tasselli, E., 1969. — Trematodi e nematodi reperiti nella puzzola (*Putorius putorius*) in Toscana. *Ann. Fac. Med. Vet. Pis.*, 22 : 203-216.

Margalef, R., 1974. — Ecologia. Omega S. A., Edit., Barcelona, 951 p.

Matskasi, 1., 1972. — The Trematode Fauna of Rodents and Insectivora (Mammalia) in Hungary fl. *Parasit. Hung.*, 5 : 43-46.

Mituch, I., 1964. — Beitrag zur Erkenntnis der Helminthenfauna der Gattung *Neomys* (Insectivora) in der Slowakei. *Studia Helminthologica*, 1 : 101-103.

Nisbet, M. et Verneaux, J., 1970. — Composantes chimiques des eaux courantes. Discussion et proposition de classes en tant que bases d'interprétation des analyses chimiques. *Annls Limnol.*, 6 (2) : 161-190.

Palanilhe, 1870. — Étude monographique sur les Paludinidées françaises. *Annl. Malac.*, 1 : 166-244.

Pojmanska, T., 1957. — Internal parasites (Cestoda, Trematoda) of field micromammalians from the environment of Turew near Poznan. *Acta Parasit. polon.*, 5 : 117-161.

Prevot, G., 1974. — Recherches sur le cycle biologique et l'écologie de quelques Trématodes nouveaux parasites de *Larus argentatus* Michaelis Naumann dans le Midi de la France. Thèse Univ. Aix-Marseille, 319 p.

Prokopic, J., 1959. — The parasitic Helminths of *Insectivora* in C.S.R. *Ceskolovenska parasitologie*, 6 : 87-134.

Prokopic, J., 1969. — Some data on the biology of Cestodes from small Mammals. *Zpr. Cs. spd. parasitol.*, 9 (2) : 22-30.

Prokopic, J., Dimitrova, E. *et al.*, 1970. — Cysticercoids of Cestoda from insectivorous Mammals in Bulgaria. *Ball. Cent. Helminth. labo.*, 14 : 173-184.

Ramade, F., 1974. — Éléments d'écologie appliquée. Ediscience Édit., Paris, 522 p.

Rawson, D. et Rigby, J. E., 1960. — The functional anatomy of the cysticercoïd of *Choanotaenia crassiscolex* (Linstow, 1890) (*Dilepididae*) from the digestiv gland of *Oxychilus cellarius* (Müller) (*Stylommatophora*) with some observations on developmental Stages. *Parasitology*, 50 : 453-468.

Richard, J., 1971. — La chétotaxie des cercaires. Valeur systématique et phylétique. *Mém. Mus. nat. Hist. nat.*, Paris, sér. A, 67 : 1-179.

Rioux, J. A. et Golvan, Y. J., 1969. — Épidémiologie des Leishmanioses dans le Sud de la France. Monographie de l'Institut National de la Santé et de la Recherche Médicale, Paris, 223 p.

Ryaicka, K., 1959. — Tapeworms of forest Micromammalians (*Rodentia* and *Insectivora*) from Kampinos Wilderness. *Acta Parasit. polon.*, 7 : 393-422.

Sacchi, C. F. et Testard, P., 1971. — Écologie animale. Organismes et Milieu. Doin Édit., Paris, 480 p.

Savage, R. M., 1961. — The ecology and life history of the common frog. Pitman et Sons Edit., 221 p.

Schwartz, D., 1963. — Méthodes statistiques à l'usage des médecins et des biologistes. Flammarion Édit., Paris, 318 p.

Serra-Tosio, B., 1969. — Mise en évidence, dans les cours d'eau de Montagne, de variations nycthémérales de certains facteurs chimiques sous l'influence des organismes benthiques. *C. R. Acad. Sc. Paris*, sér. D, 269 : 2431-2434.

Spitz, K., 1969. — L'échantillonnage des populations de petits Mammifères. In Problèmes d'écologie : l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres. Masson et Cie Édit., Paris, 153-188.

Source : MNHN, Paris

STAMMER, H. J., 1955. — Die parasiten deutschen Kleinsäuger. *Verhandl. d. Deutsh. Zool. Gesell. in Erlangen*, 1955 : 362-390.

STERN, G., 1970. — Production et bilan énergétique chez la Limace rouge. *La Terre et la Vie*, 3 : 403-424.

SOLTYS, A., 1954. — Helminthofauna of *Soricidae* in the Bialowieza National Park. *Acta Parasit. polon.*, 1 : 353-402.

TUFFERY, G., 1971. — L'échantillonnage des peuplements d'Invertébrés des eaux continentales courantes. In Problèmes d'écologie : l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux aquatiques. Masson et C^ie^ Édit., Paris, 294 p.

VAUCHER, C. et HUNKELER, P., 1967. — Contribution à l'étude des Cestodes et des Trématodes parasites des Micromammifères de Suisse. 1. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.*, 90 : 161-184.

VAUCHER, C., 1971. — Les Cestodes parasites des *Soricidae* d'Europe. Étude anatomique, révision taxonomique et biologie. *Rev. Suisse de Zool.*, 78 (1) : 1-113.

VOGE, M., 1967. — The post-embryonic developmental stages of Cestodes. In Advances in Parasitology. Academic Press., London, New-York, 5 : 247-297.

VON LINSTOW, O., 1890. — Beitrag zur kenntnis der Vogeltänien. *Arch. F. Naturgesch. jahrg.*, 56 : 171-188.

WEGELIN, H., 1930. — Merkwürdige Nasenparasiten des Iltis *Putorius foetorius* Cuv. *Mitt. Thurg. naturf. Ges.*, 28 : 159-166.

YAMAGUTI, S., 1971. — Synopsis of Digenetic Trematodes of Vertebrates (vol. 1). Keigaku publishing Co., Tokyo, 1074 p.

ZARNOWSKI, E., 1956. — Parasitic worms of forest micromammalians (*Rodentia* and *Insectivora*) of the environment of Pulawy (district Lublin). I. *Cestoda. Acta Parasit. polon.*, 3 (13) : 279-368.

Source . MNHN, Paris

Source . MNHN, Paris

PLANCHES

Source : MNHN, Paris

Pl. 1. — Vues d'ensemble du plateau Cerdan.

A — Cerdagne française. Les vallées visibles sur la photographie sont, de gauche à droite, les vallées de l'Angoust, du Sègre et de la rivière d'Err.

B — Cerdagne espagnole. Notez le caractère abrupt de la barre calcaire (Sierra del Cadi) qui limite au Sud cette partie de la Cerdagne. Les résurgences de la rivière de Bor (station 21) et de la rivière de Riu (station 26) naissent au pied de cette formation calcaire.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOTHÈQUE

Source : MNHN, Paris

Pl. 2. — Matériel d'analyses physico-chimiques et de prélèvement.

A — Unité d'enregistrement de l'humidité relative. La cellule d'analyse au ClLi est visible au premier plan.

B — Unités d'enregistrement de l'O_2 dissous et du pH de l'eau : à gauche de la photographie, l'oxygénographe ; à droite, l'unité d'enregistrement du pH, composée d'un pH-mètre et d'un enregistreur indépendant. L'ensemble des cellules d'analyse (électrodes du pH-mètre, sondes à O_2 et à température) sont en place dans l'eau.

C — Filet à prélèvements de SURBER.

Source . MNHN, Paris

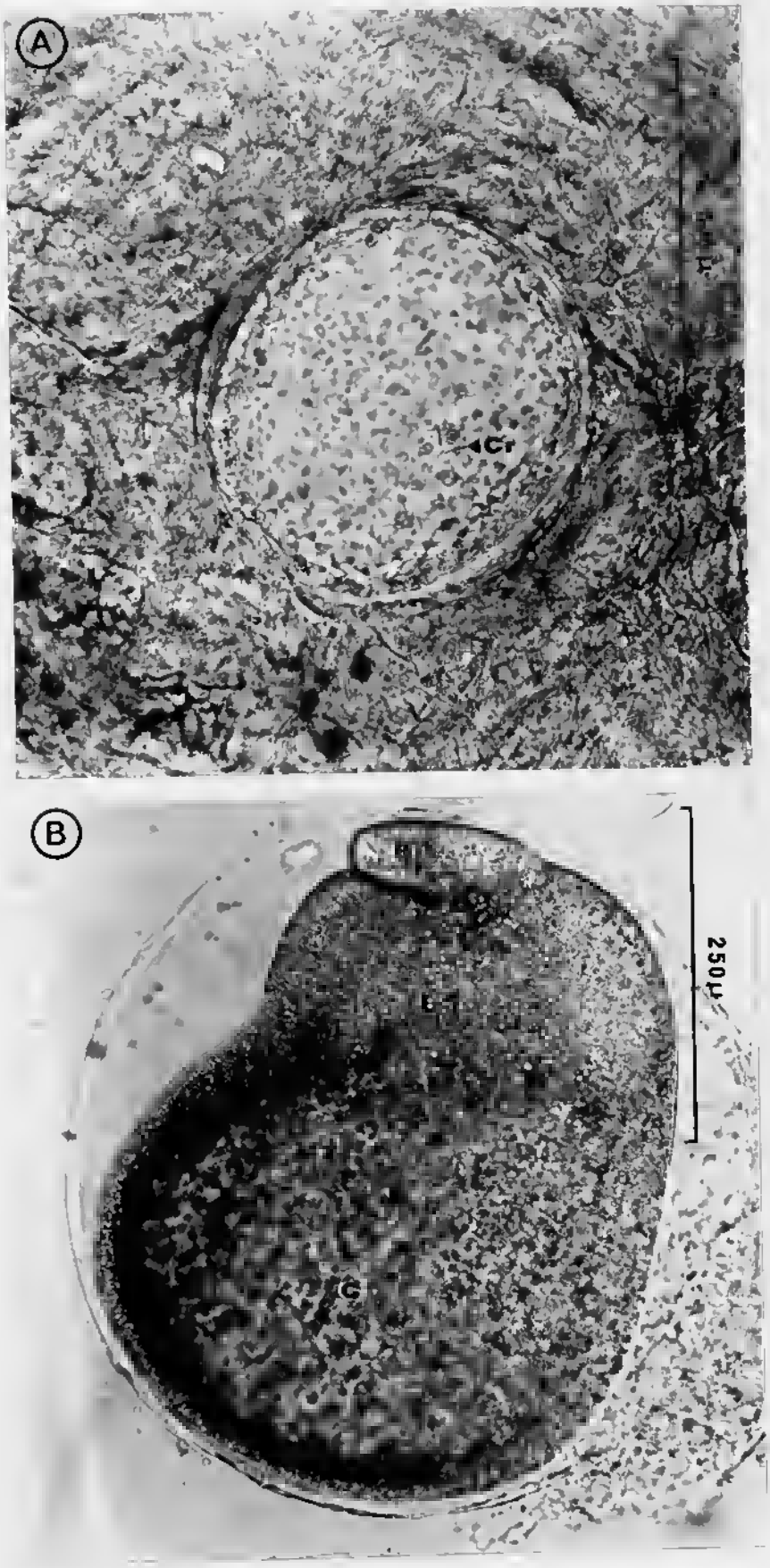
Source : MNHN, Paris

Pl. 3. — *Choanotaenia crassiscolex*. Premiers stades de l'évolution larvaire.

A — Stade A. Massif cellulaire indifférencié. Cr : crochetons.

B — Stade A B. Naissance du bourgeonnement à partir duquel se différencie le scolex. BR : bourgeon du rostre — BSc : bourgeon du scolex — Cy : vésicule cystique.

Source . MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Pl. 4. — *Choanotaenia crassiscolex*. Derniers stades de l'évolution larvaire.

A — Stade B, 17 jours après l'infestation. Cy : vésicule cystique — Sc : scolex.

B — Stade D. Cysticercoïde infestant. Ro : rostre.

Source : MNHN, Paris

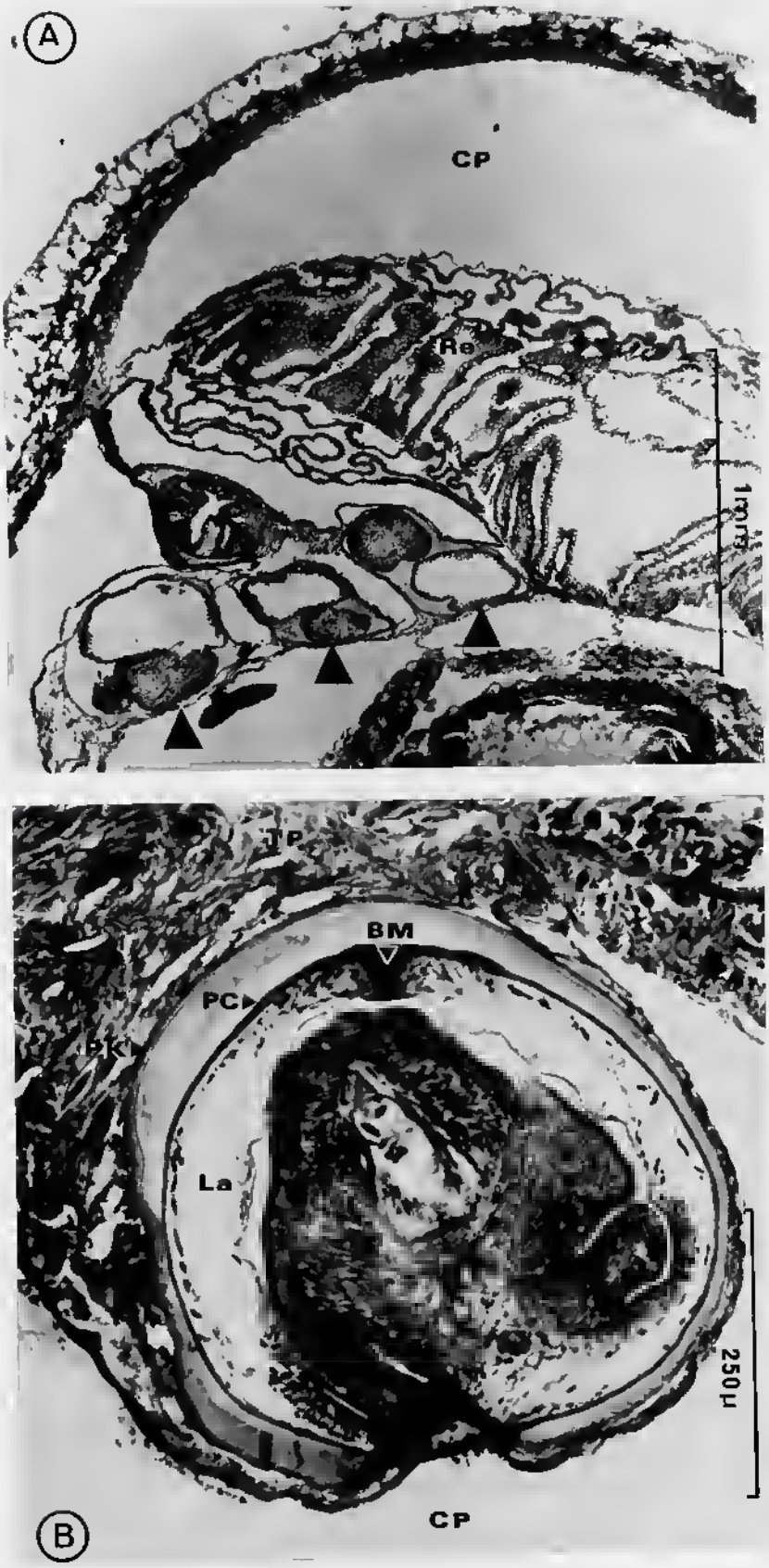
Source : MNHN, Paris

Pl. 5. — *Choanotaenia crassiscolex*.

A — Coupe transversale, au niveau du poumon, d'un *Arion* parasité, montrant la localisation des larves (flèches) dans les tissus. CP : cavité pulmonaire — Re : rein.

B — Coupe histologique d'un cysticercoïde au stade C. BM : bouchon muqueux — CP : cavité pulmonaire — La : lacune — PC : paroi cystique — PK : paroi du kyste — TP : tissu pulmonaire.

Source : MNHN, Paris



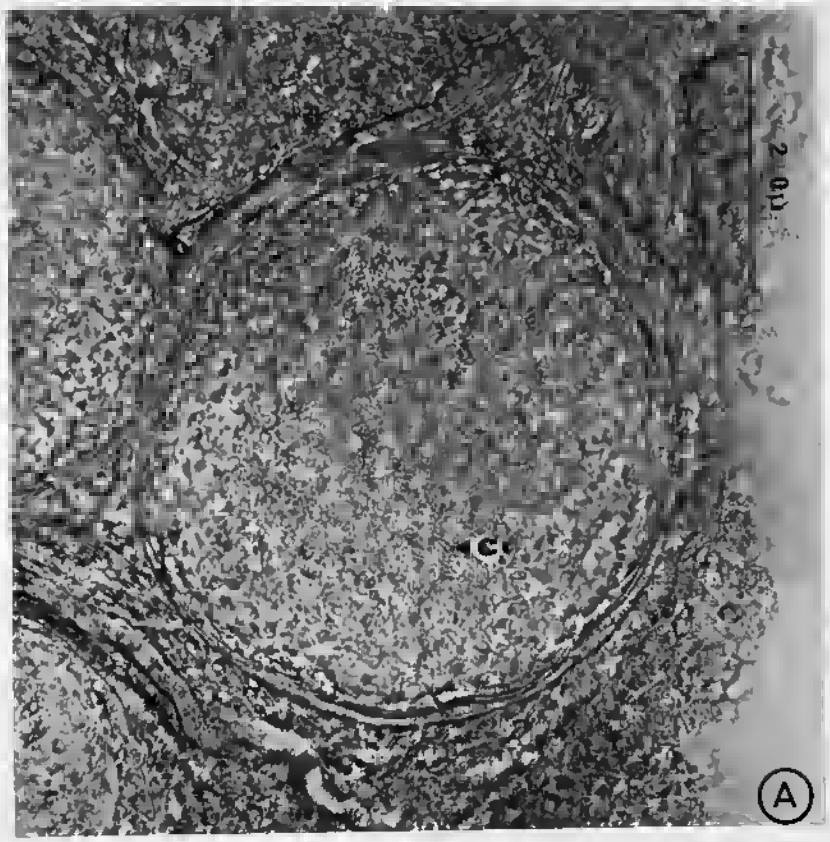
Source : MNHN, Paris

Pl. 6. — *Choanotaenia estavarensis*. Premiers stades de l'évolution larvaire.

A — Stade A. Massif cellulaire indifférencié. Cr : crochetons.

B — Stade B, 28 jours après l'infestation. Cy : vésicule cystique — EV : ébauche des ventouses — RE : rostre évaginé.

Source . MNHN, Paris



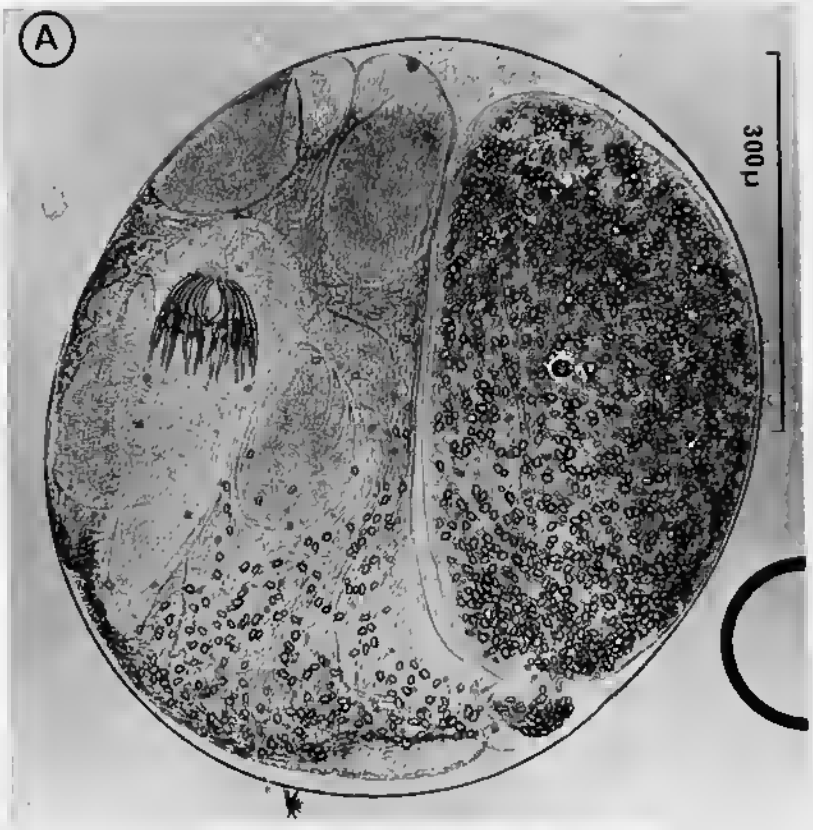
Source : MNHN, Paris

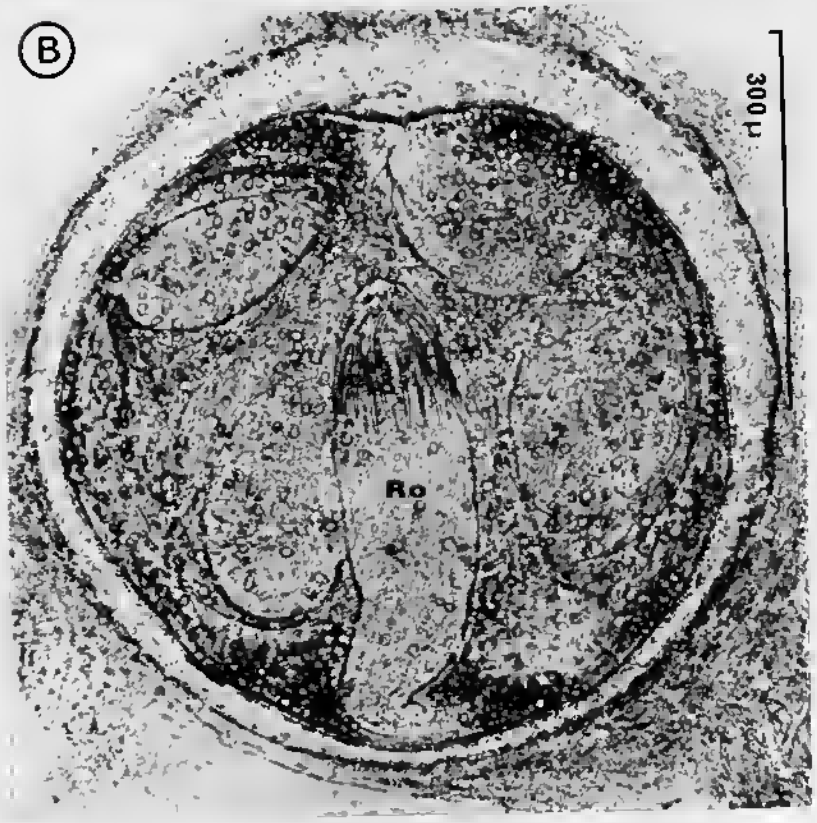
Pl. 7. — *Choanotaenia estavarensis*. Derniers stades de l'évolution larvaire.

A — Stade B, 33 jours après l'infestation. Cy : Vésicule cystique.

B — Stade D. Cysticercoïde infestant. Ro : rostre.

Source : MNHN, Paris





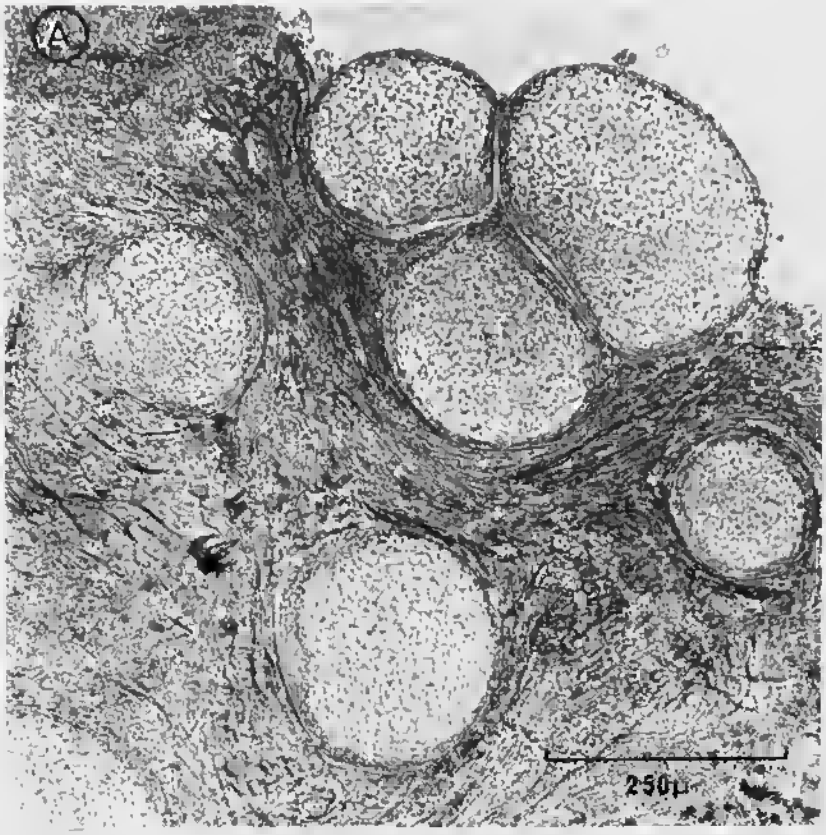
Source : MNHN, Paris

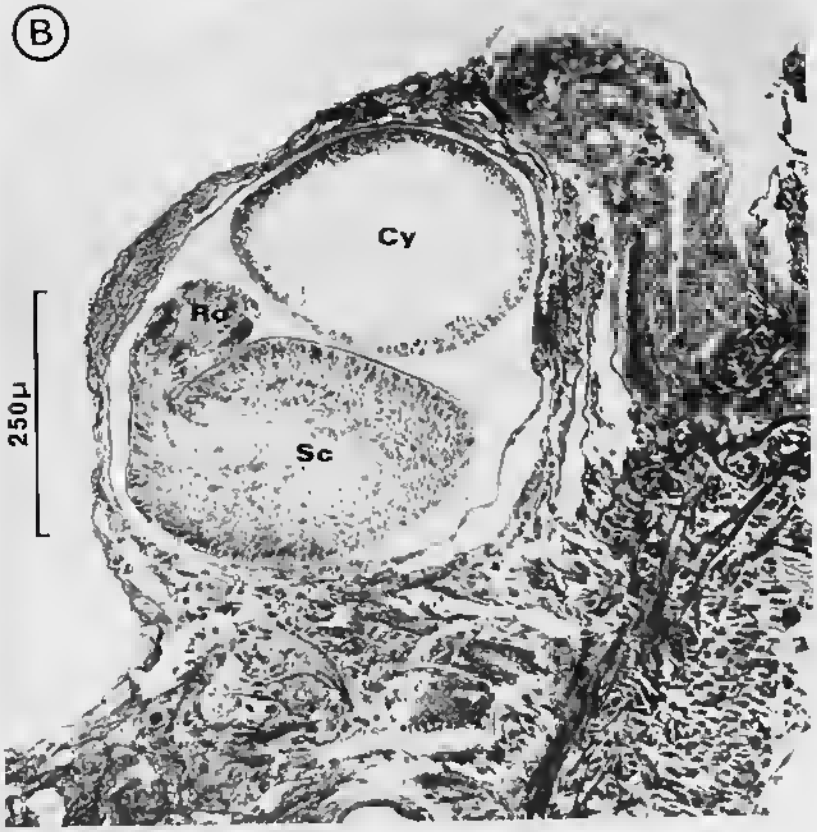
Pl. 8. — *Choanotaenia crassiscolex*.

A — Aspect morphologique des larves en état de quiescence depuis 3 mois au sein de l'épithélium pulmonaire.

B — Coupe histologique d'une larve au stade B. Les deux parties de la larve sont bien distinctes : le scolex (Sc) et la vésicule cystique (Cy), creusée d'une cavité, à l'intérieur de laquelle se fait l'invagination du scolex. Le rostre (Ro) est évaginé.

Source : MNHN, Paris





Source : MNHN, Paris

Pl. 9. — Biotopes pyrénéens typiques à *Arion lusitanicus*.

A — Berges des rivières et des canaux d'irrigation. Dans notre région, ces biotopes sont colonisés fréquemment par des populations de *Neomys fodiens*.

B — Bosquet d'Aunes. Ce milieu constitue l'habitat de prédilection des *Sorex*.

Source : MNHN, Paris

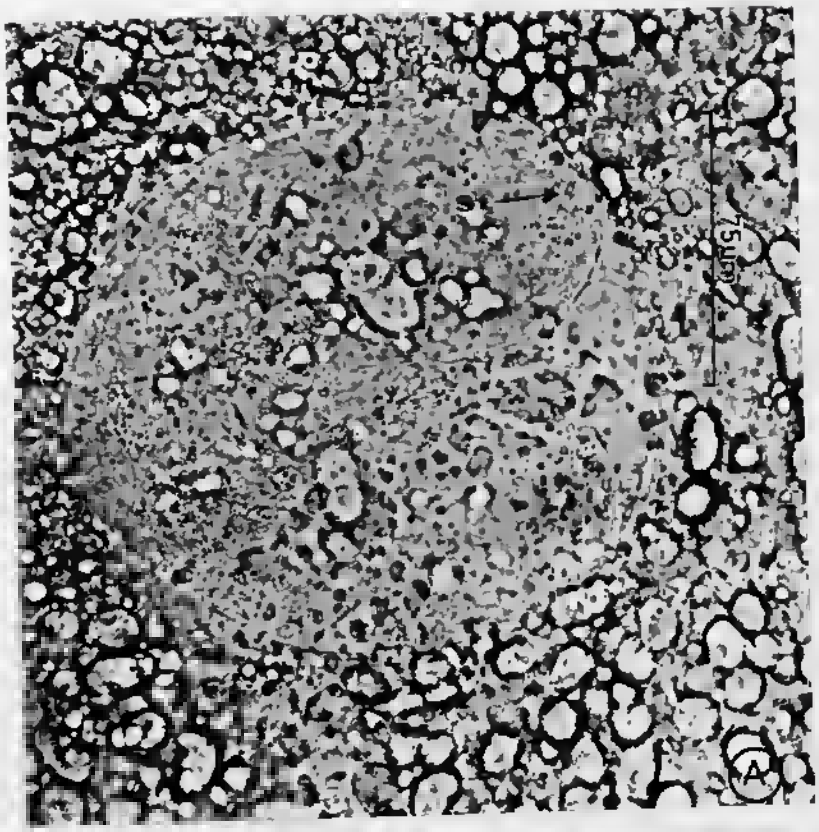
Source : MNHN, Paris

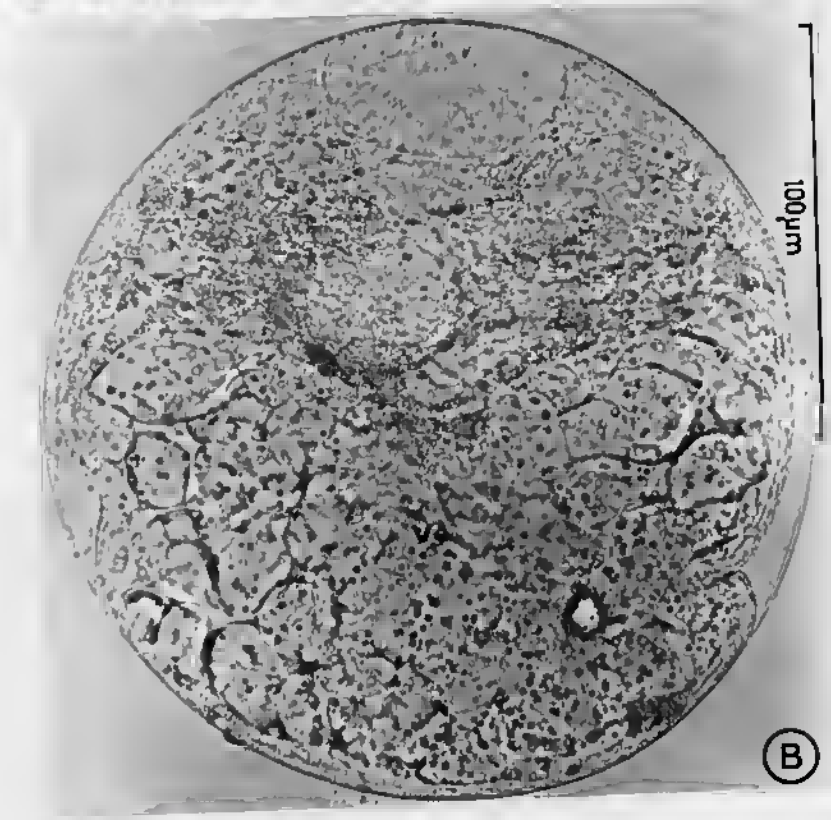
Pl. 10. — *Pseudocephalotrema pyrenaica*. Organogenèse de la métacercaire.

A — Métacercaire dans sa phase initiale de développement. St : stylet.

B — Métacercaire en phase de croissance. Ve : vessie.

Source : MNHN, Paris





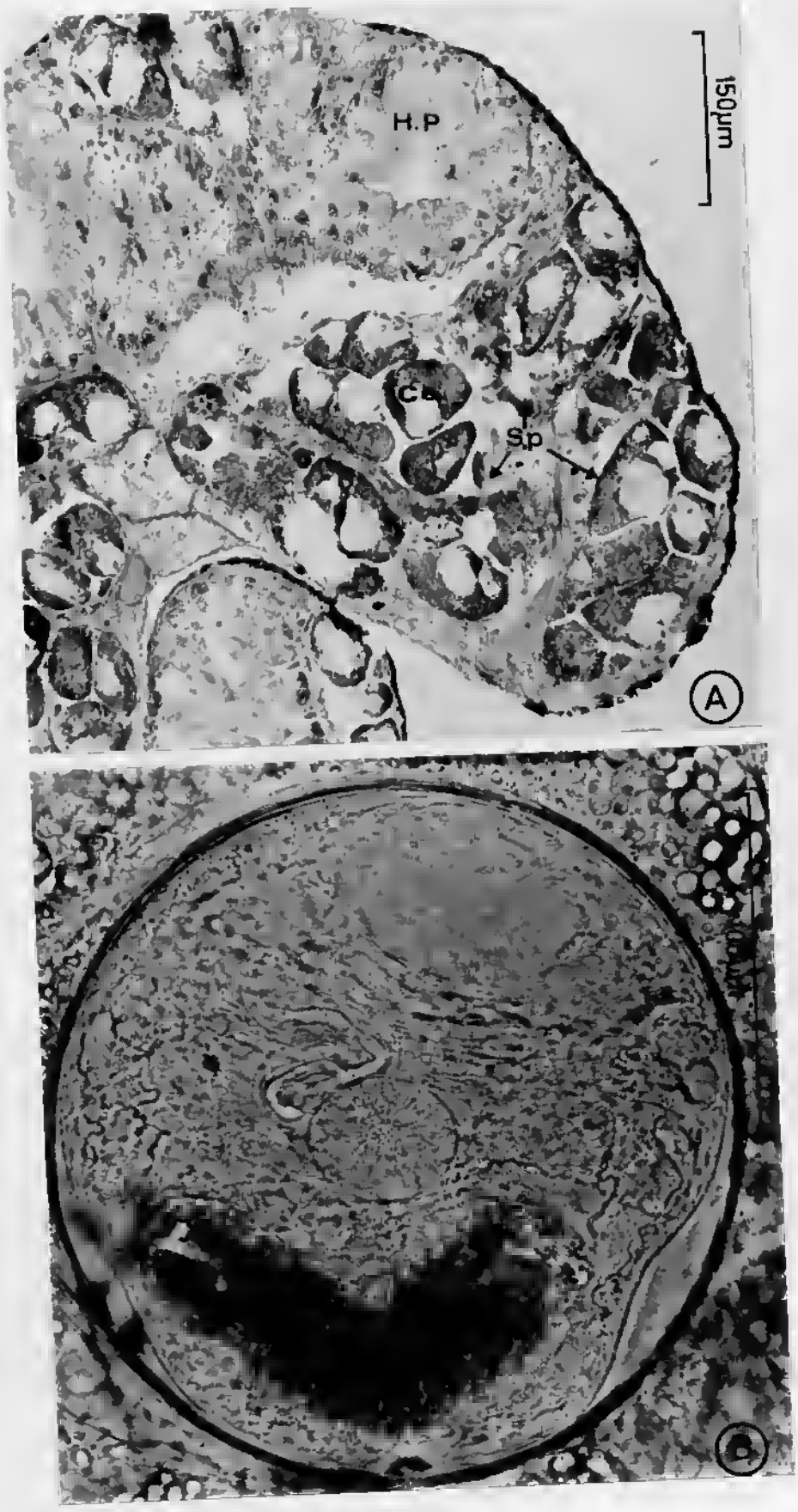
Source : MNHN, Paris

Pl. 11. — *Pseudocephalotrema pyrenaica.*

A — Coupe histologique d'un Mollusque parasité. Noter l'absence de glande digestive dans la zone occupée par les sporocystes. Ce : cercaire — H.P. : glande digestive — Sp : sporocyste.

B — Métacercaire infestante.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

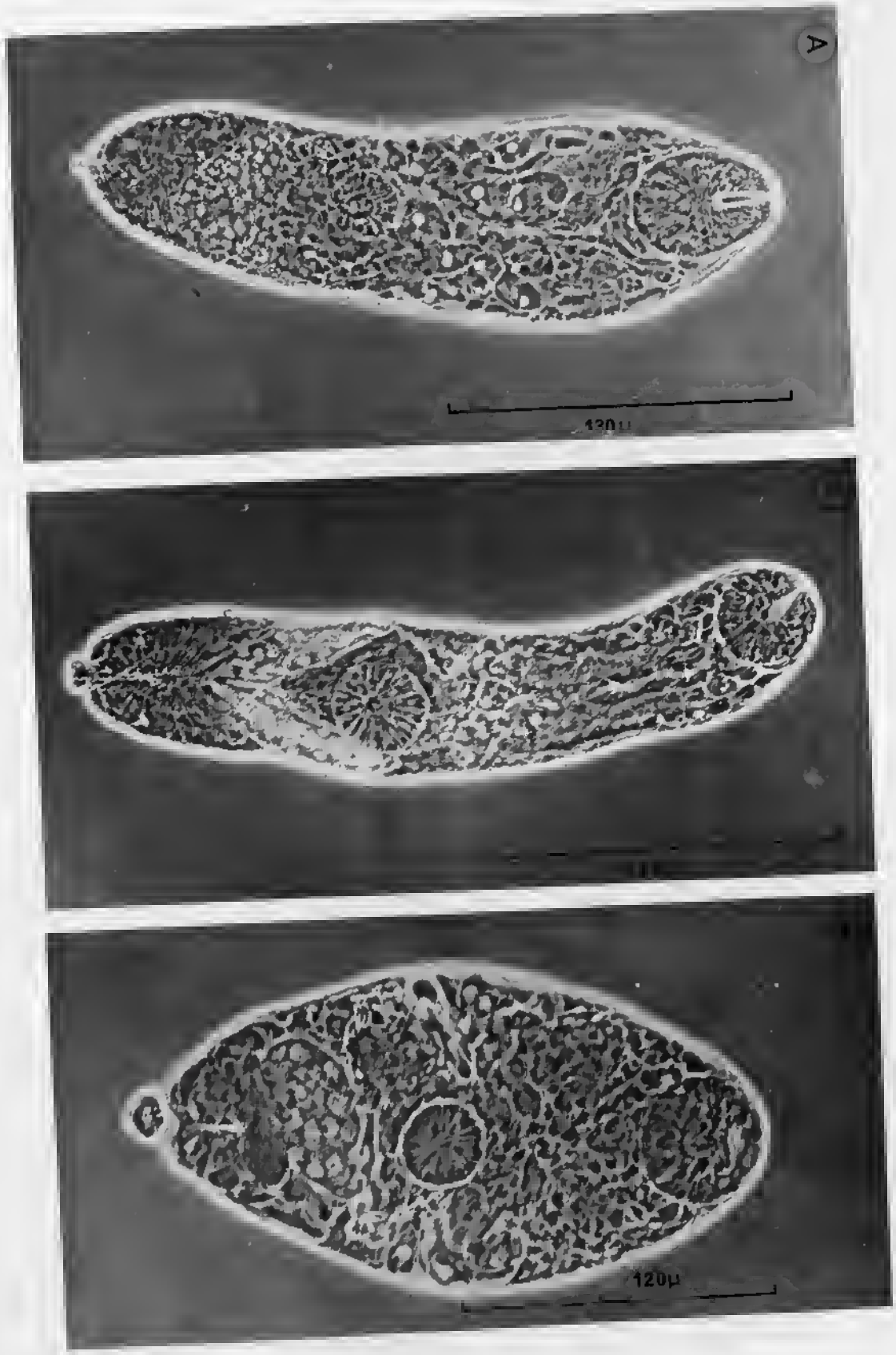
Pl. 12. — Photographies en contraste de phase, au 1/1000e de seconde, des cercaires microcerques de :

A — *Skrjabinophyetus neomydis.*

B — *Skrjabinophyetus soricis.*

C — *Nephrotrema truncatum.*

Source : MNHN, Paris



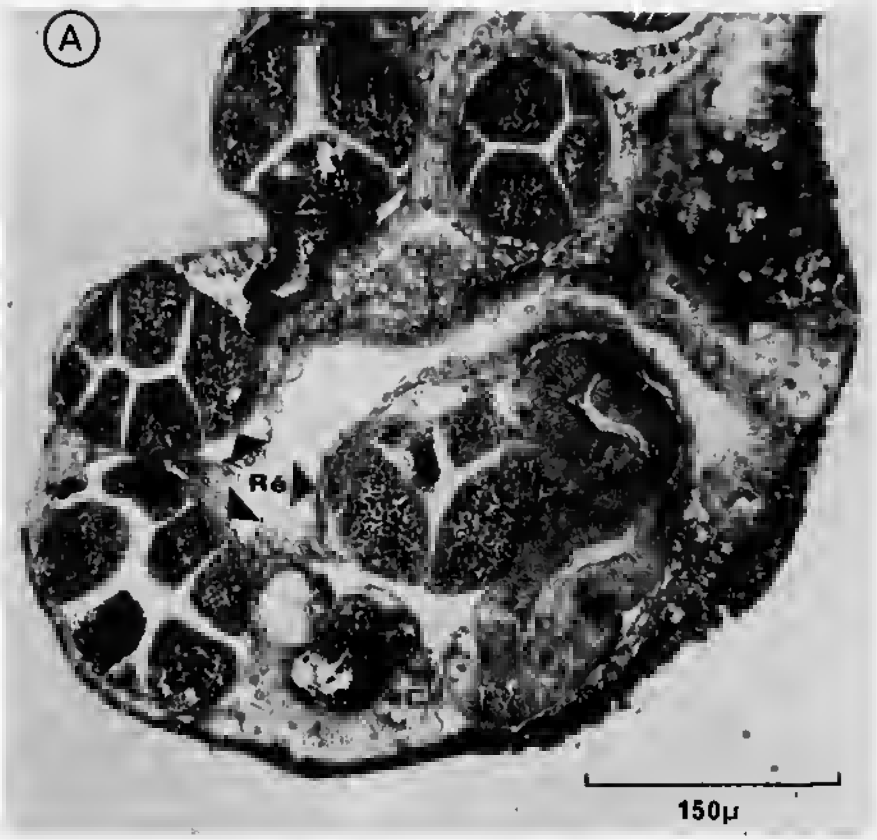
Source : MNHN, Paris

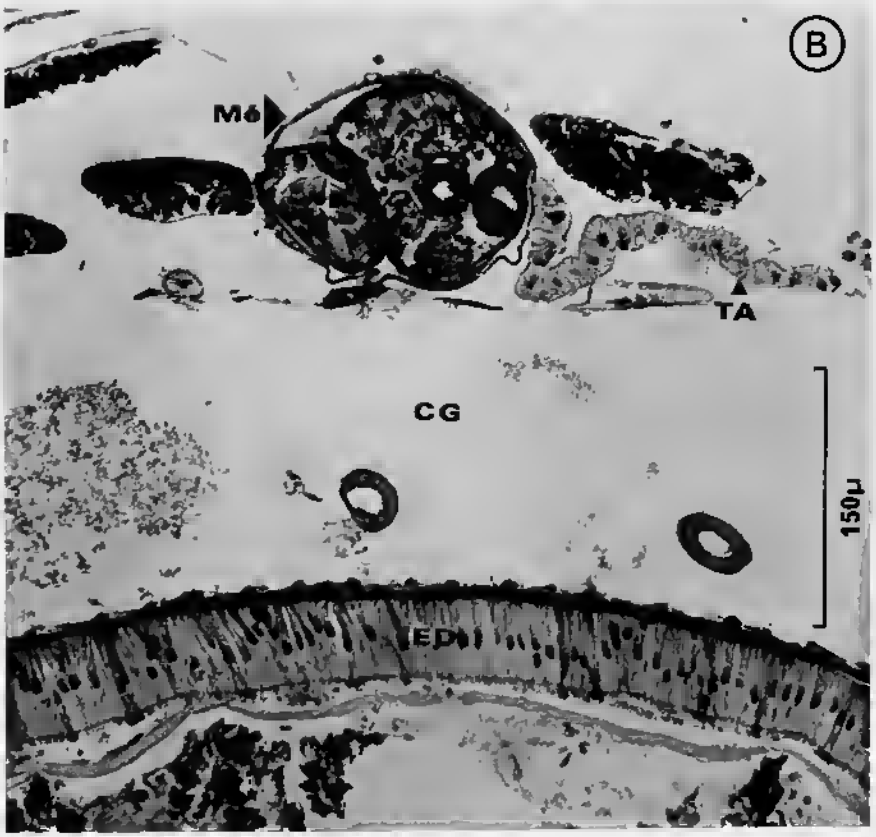
Pl. 13. — *Skrjabinophyetus neomydis.*

A — Coupe histologique, au niveau de la glande digestive, de *B. reyniesii*. On notera l'absence de glande digestive dans le champ de la coupe consécutive au parasitisme et la présence à l'extérieur des rédies filles (Ré) de cercaires (Ce) en voie de différenciation. TD : tube digestif du Mollusque.

B — Coupe histologique transversale, au niveau de l'abdomen, de *P. cingulatus*, montrant l'enkystement de la métacercaire (Mé) contre le tissu adipeux (TA). CC : cavité générale — ED : épithélium digestif.

Source . MNHN, Paris





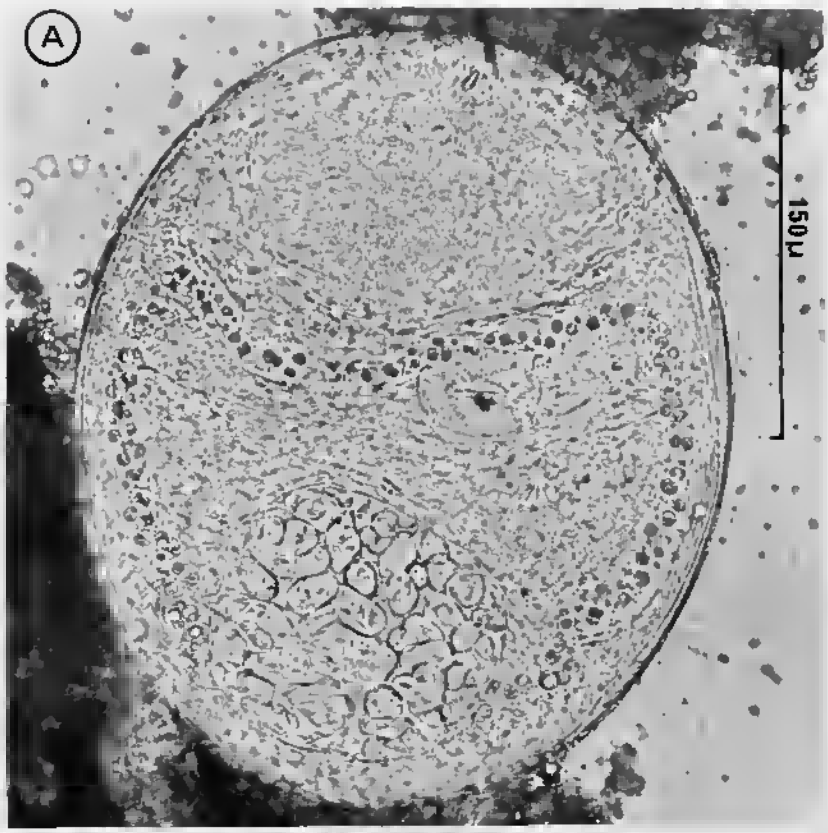
Source : MNHN, Paris

Pl. 14. — Morphologie générale des métacercaires infestantes des deux espèces de *Skrjabinophyetus*.

A — *Skrjabinophyetus neomydis*.

B — *Skrjabinophyetus soricis*.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

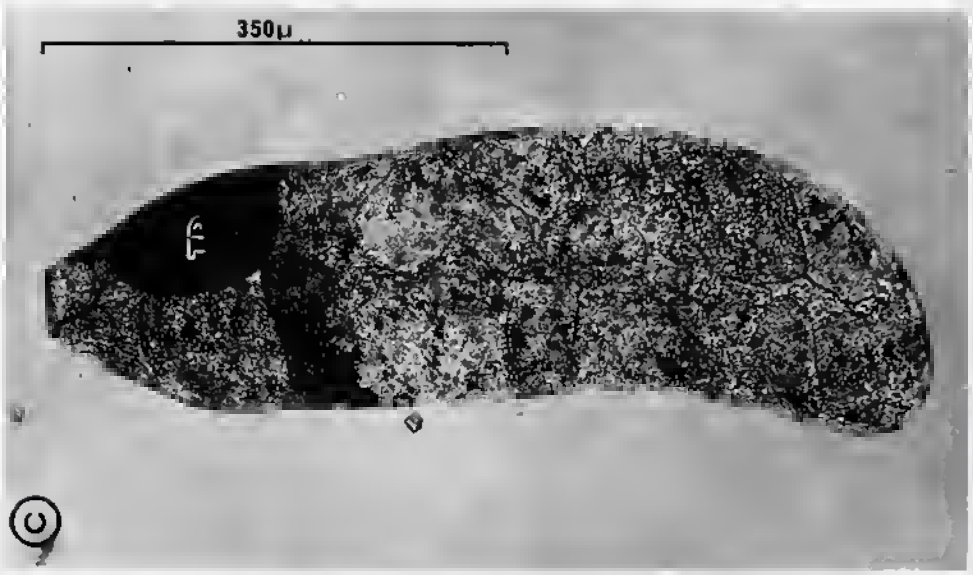
Pl. 15. — *Nephrotrema truncatum*. Morphologie générale des stades parasites du Mollusque.

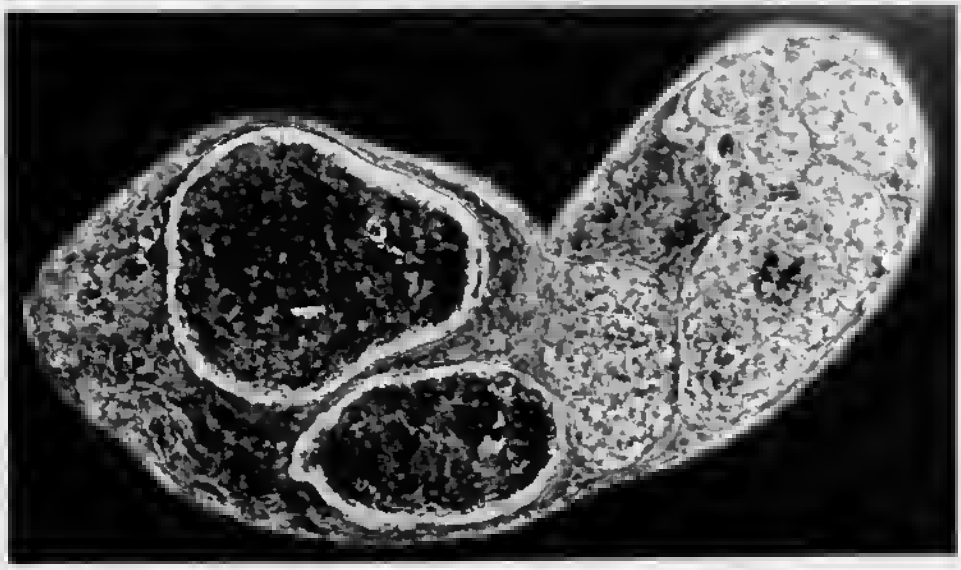
A — Sporocyste.

B — Rédie mère.

C — Rédie avec balles cercariennes.

Source : MNHN, Paris





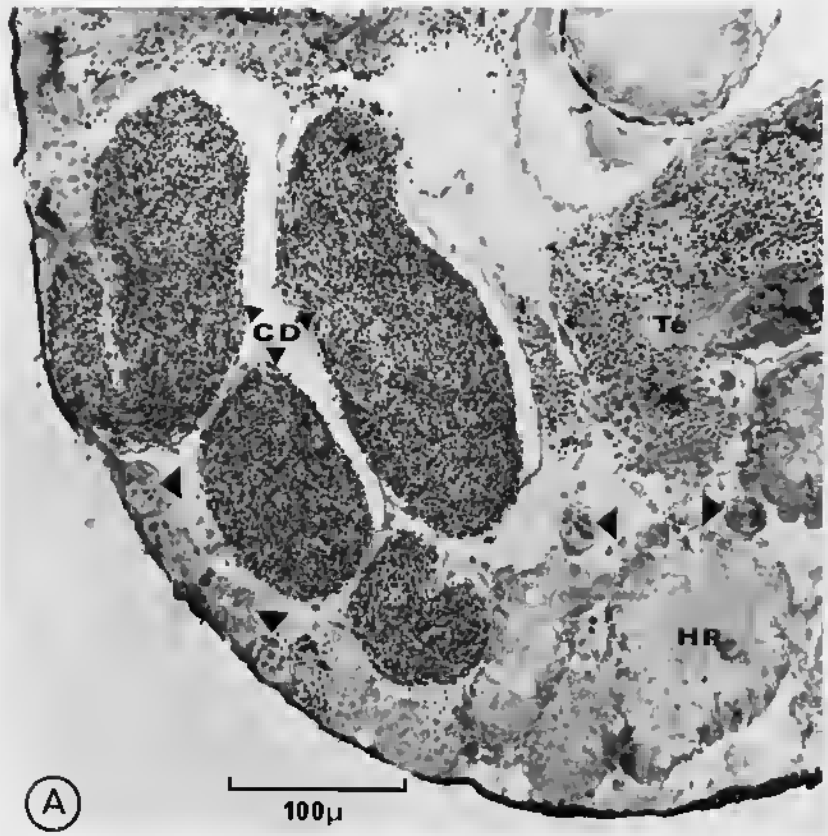
Source : MNHN, Paris

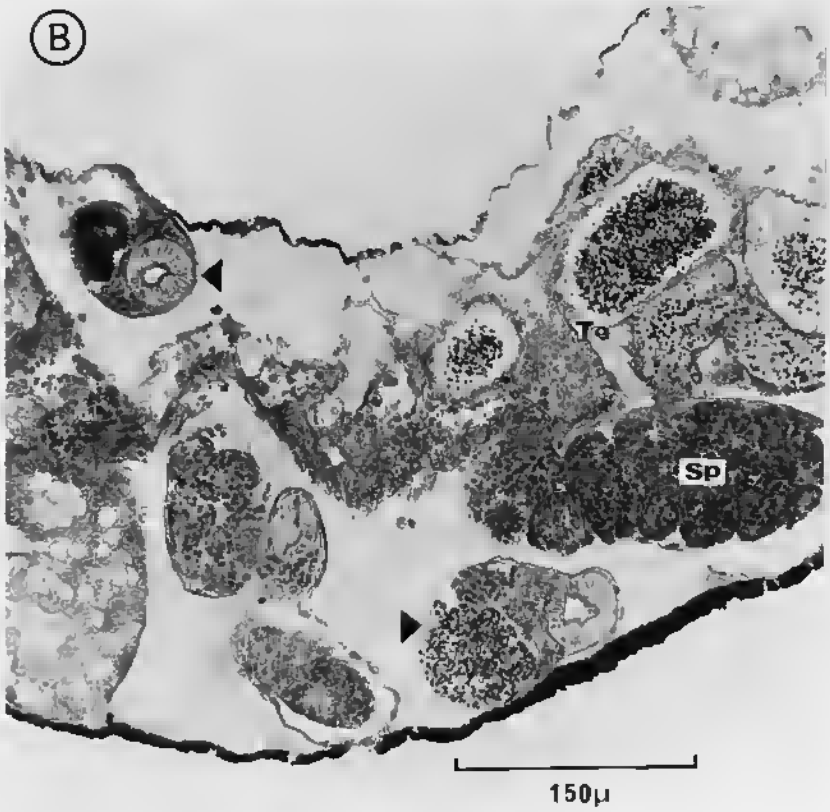
Pl. 16. — *Nephrotrema truncatum.* Infestation et parasitisme du Mollusque.

A — Coupe histologique, au niveau du testicule, d'un Mollusque infesté depuis 48 heures. La plupart des miracidiums (flèches) sont localisés au voisinage immédiat du testicule (Te). CD : canal déférent — HP : hépato-pancreas.

B — Coupe histologique, au niveau du testicule, d'un Mollusque infesté depuis 5 mois (température d'expérience + 15° C). Noter les dégradations très importantes du testicule consécutives au parasitisme des rédies (flèches) dont le tube digestif est rempli de spermatozoïdes. Sp : sporocyste.

Source : MNHN, Paris





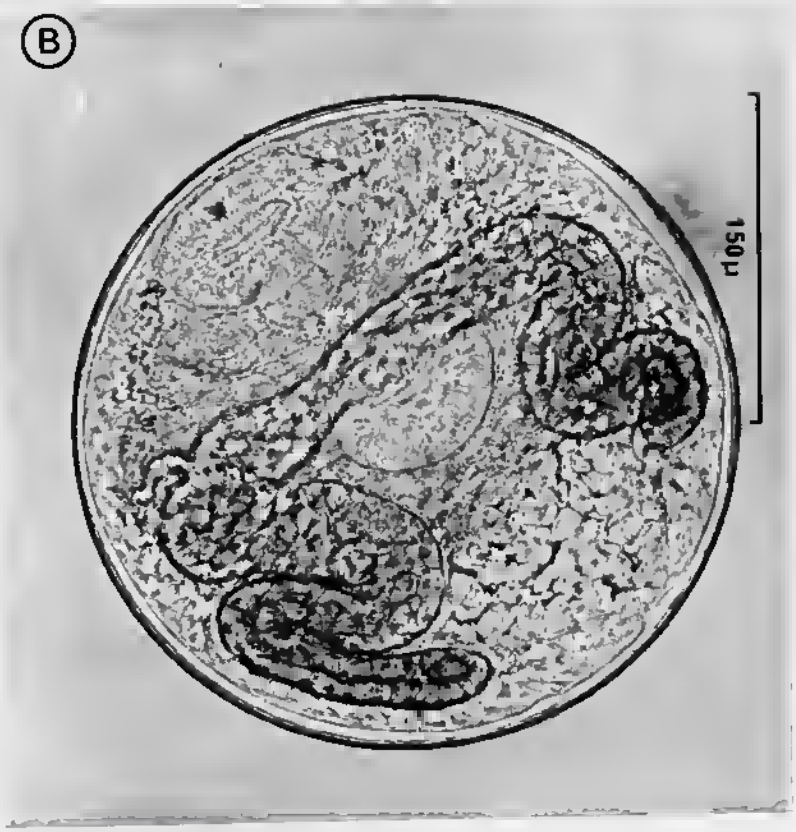
Source : MNHN, Paris

Pl. 17. — *Nephrotrema truncatum.*

A — Coupe histologique, au niveau de la glande digestive, d'un Mollusque émettant des cercaires. La localisation, à l'extérieur des rédies (Ré), des cercaires (flèches) en voie de différenciation est bien visible. GD : glande digestive.

B — Métacercaire infestante.

Source : MNHN, Paris



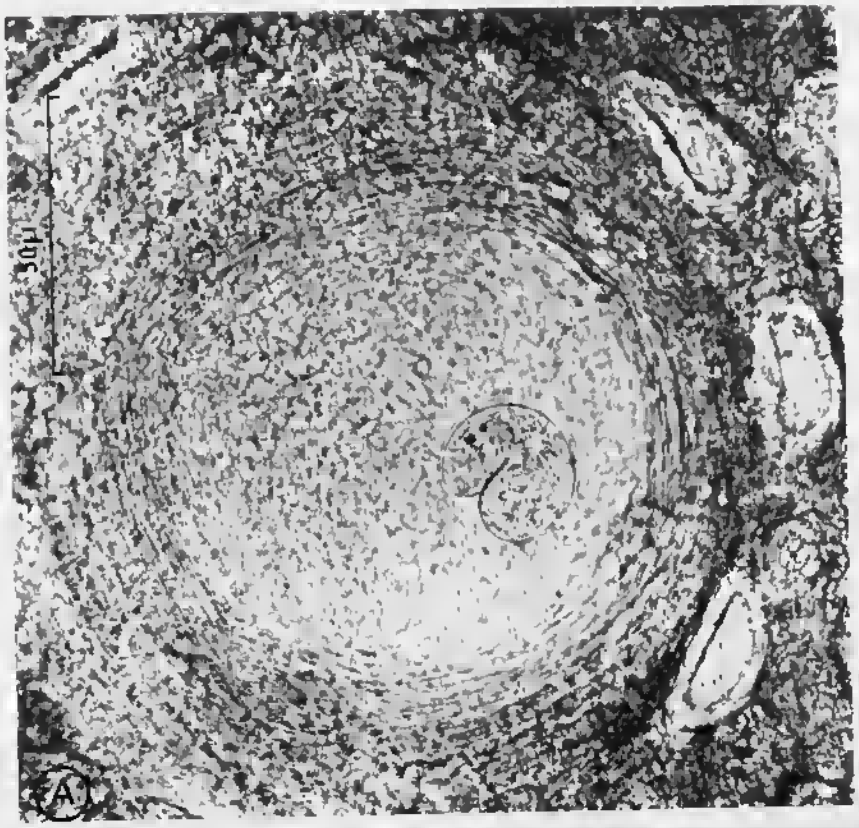
Source : MNHN, Paris

Pl. 18. — *Euryhelmis squamula.* Organogenèse de la métacercaire.

A — Métacercaire âgée de 15 jours, enkystée sous la peau. La zone de réaction des tissus de l'hôte autour de la métacercaire apparaît très importante dès ce stade.

B — Métacercaire infestante. Oc : ocelle — Ve : vessie.

Source . MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

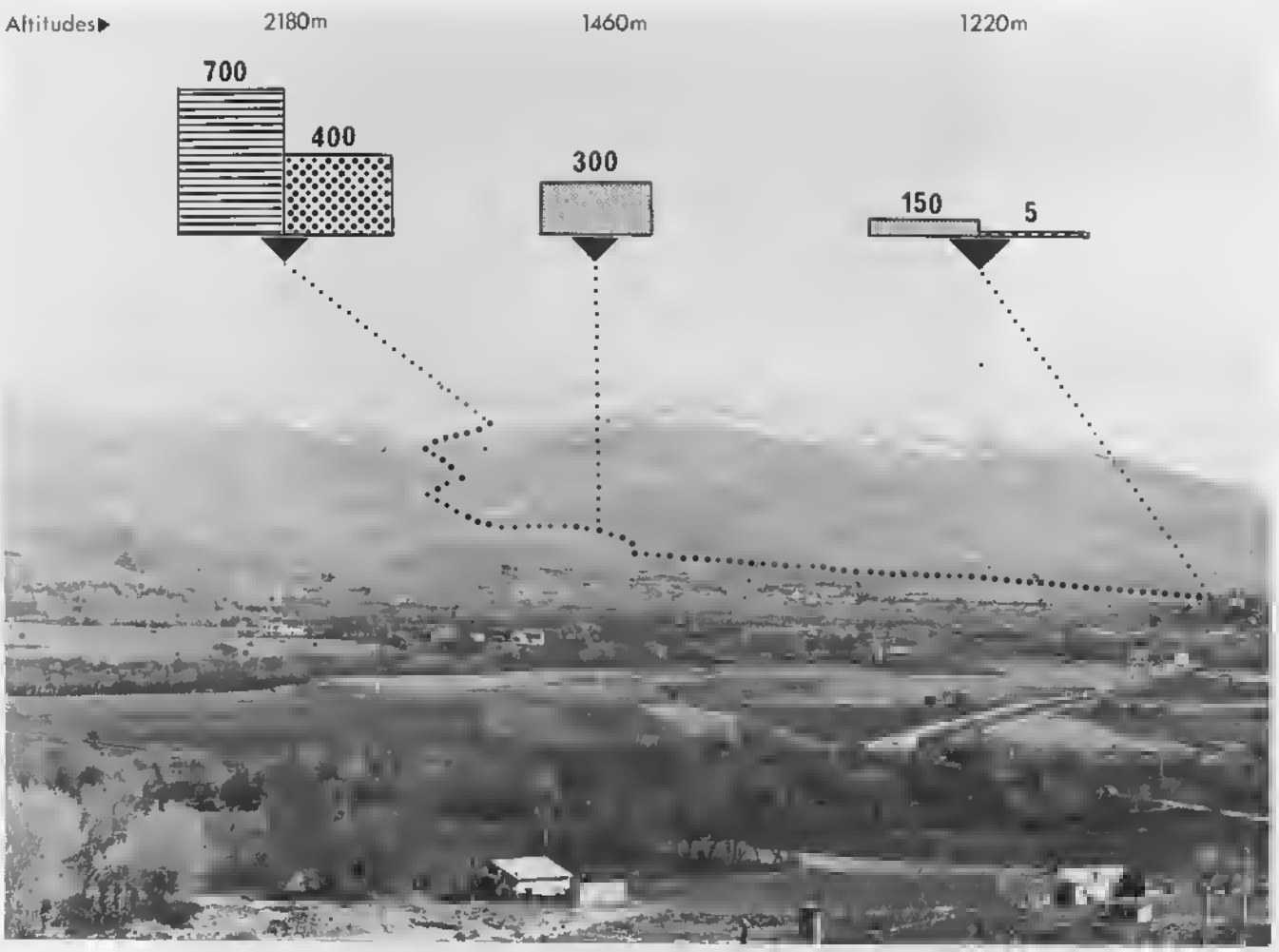
Pl. 19. — Biotopes pyrénéens à *Bythinella reyniesii*.

A — Station 38. Le peuplement de *Ranunculus aquatilis* qui tapisse le lit du ruisselet est bien visible sur la photographie.

B — Station 29. Zone de sources envahies par le peuplement à *Saxifraga aquatica*.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris



Pl. 20. — Variation du taux d'infestation des vecteurs le long de la vallée de Brangoly.

I. grammatica, P. marginata . . . . . Parasitose à *Pseudocephalotrema pyrenaica*.

P. cingulatus . . . . . Parasitose à *Skrjabinophyetus neomydis*.

Source : MNHN, Paris

IMPRIMERIE NATIONALE

6 564 0176 08

Source . MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

6 MAI 1977

ÉDITIONS DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

En vente à la Bibliothèque centrale du Muséum,
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, Paris (5e)
C.C.P. : Paris 9062-62

Annuaire du Muséum national d'Histoire naturelle (paraît depuis 1939).

Archives du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1802. In-4°, sans périodicité).

Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1895 ; 6 numéros par an).

Grands naturalistes français (depuis 1952. Sans périodicité).

Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1936. Depuis 1950, nouvelle série en 3 (puis 4) parties : A. Zoologie ; B. Botanique ; C. Sciences de la terre ; D. Sciences physico-chimiques. Sans périodicité).

Notes et Mémoires sur le Moyen-Orient (depuis 1933. In-4°, sans périodicité).

Publications du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1933. Sans périodicité).

PUBLICATIONS DES LABORATOIRES DU MUSÉUM

En vente à l'adresse de chaque laboratoire

Bulletin du Laboratoire maritime de Dinard (Ille-et-Vilaine). Depuis 1928.

Objets et Mondes. La revue du Musée de l'Homme. Directeur : M. J .Millot, Palais de Chaillot, 75116 Paris ; depuis 1961 ; trimestriel.

Mammalia. Morphologie, Biologie, Systématique des Mammifères. Directeur : M. J. Dorst, Laboratoire de Zoologie des Mammifères, 55, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1936 ; trimestriel.

Index Seminum Horti parisiensis. Service des Cultures, 61, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1882 ; échange.

Journal d'Agriculture tropicale et de Botanique appliquée, suite de *Revue internationale de Botanique appliquée et d'Agriculture coloniale,* depuis 1954. Laboratoire d'ethnobotanique, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Adansonia (suite aux *Notulae Systematicae*). Directeur : M. A. Aubréville, Laboratoire de Phanérogamie, 16, rue Buffon, 75005 Paris ; sans périodicité.

Revue Algologique. Directeur : M. R. Lami, Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1924.

Revue Bryologique et Lichénologique. Directeur : Mme V. Allorge, Laboratoire de Cryptogamie ; depuis 1874.

Revue de Mycologie. Directeur : M. Roger Heim, Laboratoire de Cryptogamie ; depuis 1928.

Cahiers de La Maboké. Directeur : M. Roger Heim, Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1963.

Pollen et Spores. Directeur : Mme Van Campo, Laboratoire de Palynologie, 61, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1959 ; semestriel.

Source . MNHN, Paris